Studien am Vorderhirn von Waldkauz (Strix aluco L.) und Turmfalk (Falco tinnunculus L.)

(Untersuchungen am Gehirn von Tag- und Nachtraubvögeln)

von

Werner STINGELIN

aus Basel

Mit 80 Textfiguren

INHALTVERZEICHNIS

Einleitung			552
I. Material und Technik			558
II. Makroskopischer Formvergleich			560
III. Histologische Formanalyse			567
A. Allgemeines			567
B. Palaeostriatum			569
a) Allgemeines			569
b) Waldkauz, sagittal			570
c) Waldkauz, transversal			572
d) Turmfalk, sagittal			574
e) Turmfalk, transversal			576
f) Palaeostriatum, zusammenfassender Vergleich			579
C. Neostriatum			580
a) Allgemeines			580
b) Waldkauz, sagittal			582
c) Waldkauz, transversal			585
d) Turmfalk, sagittal			593
e) Turmfalk, transversal			596
			605
f) Neostriatum, zusammenfassender Vergleich	•		
REV. SUISSE DE ZOOL., T. 63, 1956.		3	7

	D. Archistriatum			608
	E. Ektostriatum			
	F. Hyperstriatum			614
	a) Allgemeines			614
	b) Waldkauz, sagittal			616
	c) Waldkauz, transversal			620
	d) Turmfalk, sagittal			628
	e) Turmfalk, transversal			631
	f) Hyperstriatum, zusammenfassender Vergleich			636
IV.	Diskussion			638
V.	Zusammenfassung			647
Fig	urenanhang			649
Abk	ürzungen			657
Lite	raturverzeichnis			658

EINLEITUNG

Da nicht nur die experimentellen Zweige der Zoologie, sondern auch die morphologischen Arbeiten abhängig sind von dem momentanen Stand der Technik und des Wissens, vom zeitbedingten Schwergewicht des Interesses und von den Persönlichkeiten, die sich mit den speziellen Problemen beschäftigen, möchten wir die vorliegende Arbeit über das Vorderhirn der Tag- und Nachtraubvögel mit einem historischen Überblick einleiten.

Dieser geschichtliche Überblick über die Ergebnisse der Vogelhirnforschung und über den Wandel der Arbeitsrichtungen in den letzten 50 Jahren soll den Rahmen für die Problemstellung dieser Arbeit liefern.

Die Untersuchungen der mikroskopischen Anatomie des Vogelvorderhirns, die Diskussion der Homologisierung der Unterabschnitte (Paläostriatum, Neostriatum, Hyperstriatum usw.) mit Säuger und Reptilienmorphe, hat mit Edinger (1902) eingesetzt. Seine Arbeit: "Untersuchungen über das Vorderhirn der Vögel", mit Wallenberg und Holmes zusammen sind noch von grundlegender Bedeutung, obwohl die Nomenklatur heute eine andere ist und sich die meisten Forscher der neueren, von Kappers 1922 vorgeschlagenen Bezeichnungen bedienen.

Das Problem der Cytoarchitektonik des Vorderhirns der Vögel ist von den einzelnen Forschern von ganz unterschiedlichen Gesichtspunkten aus und mit ganz verschiedenen Mitteln in Angriff genommen worden.

So hat Edinger als Pionier in diesem Gebiet auf sehr breiter Basis gearbeitet. Er hat Serienschnitte durch Gehirne von ca. 60 Vogelarten gelegt. Seine Untersuchungen berücksichtigen vor allem die Faseranatomie des Adulthirns, er hat aber auch umfangreiche Ontogenetische, Kernanatomische und Degenerationsversuche ausgewertet. Arbeiten, die sich im Speziellen mit der Beschreibung der Gehirne beschäftigen sind selten. Die Tendenz innerhalb der Gruppe der Vögel morphologisch Entsprechendes zu finden und zu betonen, war grösser als jene, die gerade die Unterschiede im Bauplan des Nervenzentrums hervorheben möchte.

So sind auch in den zusammenfassenden Darstellungen, Bolk/Göppert (1934), Kükenthal (1934), und auch in der vergleichenden Anatomie des Nervensystems von A. Kappers (1921) speziell die gut vergleichbaren, resp. die über die ganze Reihe der bekannten Gehirne vorhandenen Faserzüge und Kerngruppen berücksichtigt, während die Unterschiede in Gestalt, Lage und Differenzierungen nur oberflächlich berührt, oder überhaupt vernachlässigt wurden. Dies ist verständlich, da die erste Epoche die mit Kappers: "vergleichender Anatomie des Wirbeltiergehirns" ihren Abschluss gefunden hat, eine allgemein fassbare Einteilung und Abgrenzung der Unterabschnitte und ein verständliches Schema des Vorderhirns zum Ziele hatte.

Von Arbeiten, die einen Einblick in den Bau des Vorderhirns einzelner Arten gestatten und die aus der Zeit vor 1921 stammen, sind die von Rose ("Über die cytoarchitektonische Gliederung des Vorderhirns der Vögel") und jene von Schröder der die Faserbeziehungen und die Markscheidenentwicklung beim embryonalen, juvenilen und adulten Huhn zusammengestellt hat, die wichtigsten.

Roses Arbeit erfordert spezielle Beachtung, da in seiner Publikation die ersten cytoarchitektonischen Darstellungen in Form guter Photographien erschienen sind. Rose konnte zeigen, dass in gewissen Gruppen (Oscines, Rasores, Natatores, Syst. Eint. nach Mierzejewsky) Einheitlichkeit der Bauart besteht, dass bei anderen z.B. innerhalb der Rapaces die Eulen ihrem Vorderhirntypus nach nicht zu den Raubvögeln zu zählen sind, usw.

Auch Kalischer hat 1905 die Anatomie der Faser- und Kernverhältnisse beim Papagei dargestellt, seine Untersuchungen waren aber speziell den nervösen Funktionen der schon bekannten Vorderhirnteile und ihrer Faserverbindung gewidmet.

Eine ontogenetische Arbeit über die Entwicklung des Vorderhirns beim Huhn, die eine Homologisierung der Striatumteile mit jenen des Reptilien- und Säugerhirns zum Ziele hatte, wurde 1923 von Kappers veröffentlicht und im gleichen Jahr ist von J. L. Hunter eine Arbeit über das Vorderhirn von Apteryx australis erschienen, einem Gehirn, das stark vom gewohnten Bild abweicht.

Die äussere Morphologie ist von Küenzi 1918 beschrieben worden. Er hat versucht die systematische Wertigkeit der äusserlich sichtbaren Furchen (Vallecula) abzuklären und die grosse Zahl der untersuchten Arten nach Furchungstypen zu gruppieren.

Drei Jahre später hat Dennler einen ähnlichen Versuch unternommen und den Sagittalwulst bei einer Reihe von Vögeln mikroskopisch untersucht. Die Arbeit Küenzis wie die Dennlers geht nicht auf eine genauere Analyse der mikroskopischen Verhältnisse ein.

Kappers konnte aus dem bis zu diesem Zeitpunkt Bekannten ein befriedigendes Schema der Faserzusammenhänge und Lage der Kerngebiete aufzeichnen und Huber und Crosby (1929) veröffentlichten eine erste konsequent durchgeführte Spezialarbeit. Diese Arbeit über das Zwischenhirn und Vorderhirn des Sperlings bleibt bis heute die klarste und ausführlichste, die über das Adulthirn einer Vogelart geliefert worden ist.

Mit der Abklärung der Architektonik hat sich aber keine klare Lösung der Frage nach der Homologisierung der Vorderhirngebiete bei Vögeln mit jenen bei Säugern und Reptilien ergeben. Im Vogeltelencephalon ist der Cortex nur sehr schwach entwickelt, während die striatal ausgebildeten Anteile massig entwickelt sind und den weitaus grössten Teil des Vorderhirnvolumens ausmachen. Diese Differenzierung ist gegenüber den Reptilien und Säugerverhältnissen so weit fortgeschritten, dass der morphologische Vergleich ausserordentlich erschwert ist.

Man musste annehmen, dass die Funktion des Cortex beim Säuger, beim Vogel von, dem Cortex nicht homologen, nämlich von Zonen die striatalen Charakter haben, übernommen sind. Die Klärung der Homologiefrage haben Durward (1934) und Kuhlenbeck (1938) auf embryologischem Wege versucht.

Durward konnte am Sperlinggehirn nachweisen, dass nicht nur die hyperstriatalen Gebiete, sondern auch der grösste Teil des Neostriatum einer gemeinsamen Proliferationszone entstammen. Der Autor kommt dann allerdings zum Schluss, dass Neostriatum und Hyperstriatum nicht dem Cortex genetisch zuzuordnen sind, sondern der ihm anliegenden periependymalen Schicht entstammen und erst sekundär zum eigentlichen Cortex in Beziehung treten.

Kuhlenbeck kommt auf Grund seiner Untersuchungen am Hühnchen zur Ansicht, dass Neo, Archi- und Hyperstriatum pallialen Ursprungs sind. Die Corticoidschicht der dorsolateralen Oberfläche der Vögel entspricht der lateralen Rinde der Reptilien und bildet mit Neostriatum und Hyperstriatum ventrale und dorsale zusammen eine genetische Einheit.

Nucleus intercalatus hyperstriati, Hyperstriatum accessorium und Parahippocampus entsprechen nach ihm dem Neocortex der Säugetiere.

Da die Ausbildung des Cortex bei den Vögeln gegenüber jenem der Reptilien reduziert erscheint, lag es auf der Hand seine Struktur und Masse bei verschieden ranghohen Arten zu untersuchen. Seit 1930 arbeitet Craigie E. Horne an der Lösung der Frage, ob und wie eine Abhängigkeit der Cortexausbildung zwischen ranghohen und rangniederen Arten besteht. Ausgehend von dem stark olfaktorischen Typ des Kiwi-Gehirns (das auch Durward 1931/32 genau untersucht und dargestellt hat), als rangniedrigem Typus, hat er in der Zeit von 1930-1940 an über 25 Arten, vor allem Paläognathen, die Cortexstruktur studiert und ist zum Ergebnis gelangt, dass bei den Paläognathen die rangniedrigsten z. B. Emu, Kiwi, den am stärksten ausgebildeten und am klarsten differenzierten Cortex aufweisen.

Er stellte auch fest, dass bei nah verwandten Arten eineÄhnlichkeit der Cortexausbildung vorliegt.

Blicken wir auf die Ergebnisse bis zum Zeitpunkt des Erscheinens der letzten Arbeit Craigies (1940) zurück, dann stellen wir fest, dass weder die qualitativen noch die quantitativen Verhältnisse innerhalb des Vogelvorderhirns systematisch verglichen worden sind, und dass allein Rose (1914) den Versuch unternommen hat, gruppentypische Merkmale der cytoarchitektonischen Gliederung aufzudecken.

Ausser durch Küenzi (1918), der die Oberflächenstruktur und Volumenanteile (Indizes) in einen systematischen Zusammenhang zu stellen versuchte und durch Craigie, der die Cortexausbildung bei rangniederen und ranghohen Vögeln studierte, ist kein ernsthafter Versuch unternommen worden, im Bauplan des Vorderhirns evolutiv bedeutsame Merkmale aufzudecken.

Portmann hat 1946/47 intracerebrale Indizes bei Vögeln veröffentlicht, denen eine völlig neue Methode zu Grunde liegt. Er geht aus von der Tatsache, dass die Verhältniszahl von mittlerem Körpergewicht und dem den elementaren Funktionen dienenden Teil des Gehirns (Stammrest), bei logarithmischer Aufzeichnung, bei den einzelnen Vogelfamilien, einer Exponential-Funktion entspricht. Damit war es möglich die Masse der Integrationsorte (Kleinhirn, Mittelhirn, Vorderhirn) in ein Verhältnis zum Stammrest, und zwar nicht zum Eigenen, sondern zu dem eines entsprechend schweren Hühnervogels zu setzen. Bei keiner Vogelgruppe ist die Verhältniszahl Körpergewicht/Stammrest niedriger als bei den Galli. Ihr Stammrest kann daher als Einheit dienen. So konnten durch diese Indizes die Ranghöhe der Integrationsorte, bezogen auf die an der Basis stehenden Hühner, bestimmt werden. (Elevation.)

Damit ist die Aufmerksamkeit wieder auf den systematischen Wert von Cerebralisationstudien gelenkt worden und in zwei Arbeiten, einer ontogenetischen (Schifferli 1948) und einer biometrischen (Fritz 1949) wurden einerseits die Unterschiede der Markscheidenentwicklung des Vogelhirns, als evolutive Merkmale der Ontogenese (Huhn, Star) und andererseits die Massenanteile der Striatumbezirke als elevative Merkmale der intertelencephalen Organisation, untersucht. (Wachtel, Star, Amazonaspapagei.)

Die neuesten Untersuchungen, die dem Vorderhirn der Vögel gewidmet sind, stammen von B. Källén. Seine ausnahmslos embryologischen Studien brachten neue Fakten zur Frage der Homologisierbarkeit der Gehirnabschnitte im Bereich der Amnioten und stellen einen weiteren Schritt dar in der embryologischen Arbeitsrichtung, die vor ihm von Durward und Kuhlenbeck eingeschlagen worden war. Die Arbeit: "On the nuclear differentiation during the ontogenesis in the avian forebrain", 1953, erbrachte den Beweis, dass Hyperstriatum und Neostriatum bei Vögeln einem Teil des Cortex bei Säugetieren und dem Hypopallium mit zuge

hörigen Strukturen bei Reptilien morphologisch entsprechen. Auf die Arbeit Källens werden wir später noch eingehen müssen. (Siehe Seite 14.)

Aus unserer Übersicht geht hervor, dass in den letzten 50 Jahren die Bedeutung des Gehirnbaues und im Speziellen jener des Vorderhirns, für die Beurteilung der systematischen Zugehörigkeit und der Rangordnung in elevativer wie in evolutiver Hinsicht aufgedeckt wurde.

Seit Rose wissen wir, dass wir in den cytoarchitektonisch unterscheidbaren Striatumgebieten bei allen untersuchten Ordnungen homologisierbare Gebiete vor uns haben, und Craigie konnte in neuerer Zeit Entsprechendes für die cortexartig ausgebildeten Zonen aufzeigen.

Eine quantitative Analyse der Striatumabschnitte bei verschieden ranghohen Vögeln ist von Fritz versucht worden und eine exakte serienmässige Darstellung des Vorderhirnbauplanes steht uns in der Arbeit von Huber/Crosby für den Sperling zur Verfügung. Die Schwierigkeiten die sich dem systematisch-morphologischen Vergleich dieser Ergebnisse entgegenstellen, liegen vor allem darin, dass im Versuch zur Homologisierung und im generellen Wunsch des Aufdeckens von Gemeinsamen, die feineren Formunterschiede, speziell in Bezug auf die Ausbildung des striatalen Anteils des Vorderhirns, zu wenig beachtet worden sind.

Wir möchten die Ansicht vertreten, dass, wenn das Vorderhirn in seiner systematischen Bedeutung richtig erfasst werden soll, eine exakte serienmässige Darstellung einzelner Arten nicht umgangen werden kann, da der generelle Vergleich die spezifischen Unterschiede nicht zum Ausdruck bringt. Ebenso notwendig scheint uns die Aufgabe, die Zusammenhänge der äusseren Struktur mit der inneren Gestaltung aufzuzeigen, da es nur so möglich ist, manchen Differenzierungstendenzen auch von der weniger mühsamen makroskopischen Betrachtungsweise her auf die Spur zu kommen.

In diesem Sinne möchte die vorliegende Arbeit einerseits eine ausführliche monographische Darstellung des Vorderhirns von Turmfalk und Waldkauz sein, andererseits soll sie einen Versuch darstellen, am Beispiel von zwei extrem verschieden gestalteter Gehirne die Beziehung der äusseren Struktur zur Cytoarchitektonik aufzuzeigen.

Obwohl nur je eine Art der Tag- und Nachtraubvögel eine intensive Bearbeitung erfahren hat, sind wir doch überzeugt, dass diese beiden untersuchten Gehirne als typische Vertreter der beiden hinsichtlich dieses Organs stark verschiedenen Gruppen gelten dürfen.

Die vorliegende Arbeit ist unter der Leitung von Herrn Prof. PORTMANN entstanden. Ich danke meinem verehrten Lehrer herzlich für seine wertvollen Anregungen und für seine Anteilnahme die er meinen Untersuchungen entgegenbrachte.

I. MATERIAL UND TECHNIK

Von den 11 uns zur Verfügung stehenden Tag- und Nachtraubvogelarten wurden die Gehirne von zwei Arten, Turmfalk (Falco tinunculus) und Waldkauz (Strix aluco) serienmässig geschnitten. Diese Wahl erfolgte aus technischen Gründen, da uns diese beiden Vertreter in genügender Anzahl zur Verfügung standen.

Im Übrigen wurden folgende Arten untersucht:

NACHTRAUBVÖGEL (Strigiformes)

Schleiereule .				(Tyto alba)
Steinkauz				(Athene noctua)
Zwergohreule				(Otus scops)
Waldohreule .				(Asio otus)
Uhu				(Bubo bubo)

Tagraubvögel (Falconiformes)

Mäusebussard				(Buteo buteo)
Sperber				(Accipiter nisus)
Habicht				(Accipiter gentilis)
Baumfalk				(Falco subbuteo)

Von diesen Arten wurden Sperber, Mäusebussard, Schleiereule und Steinkauz ausgewählt und zur Herstellung von Gehirnschnitten verwendet, die dem Vorderhirnvergleich innerhalb der Gruppen dienen sollten. Die restlichen Tiere wurden im makroskopischen Formvergleich verwertet.

Wir möchten an dieser Stelle Herrn Dr. Schifferli und Herrn Dr. Burckhardt von der Vogelwarte Sempach danken für die beiden kranken Turmfalken, welche uns überlassen wurden.

Auch der Direktion des Zoologischen Gartens Basel möchten wir für die Zusendung einiger toten Tiere unseren Dank aussprechen. Sämtliche histologisch untersuchten Gehirne wurden adulten, normalen Tieren in lebensfrischem Zustand entnommen, ausgemessen, gezeichnet, photographiert und anschliessend in neutralem 10% Formol fixiert.

Da keine quantitativen Untersuchungen bezweckt waren, wurden die minimalen Gewichts- und Grössenunterschiede, die geschlechtsbedingt sind, oder als individuelle Variation auftreten, nicht berücksichtigt.

Zur Untersuchung der Cyto- und Myeloarchitektonik wurden das Vorderhirn von Turmfalk und Waldkauz in transversaler und sagittaler Ebene geschnitten. Bei der Wahl der transversalen Schnittebene machte sich die Schwierigkeit der Definition einer Längsachse bemerkbar, da diese beim Nachtraubvogeltypus eine offensichtliche Krümmung aufweist. Wir haben deshalb eine besonders aufschlussreiche Schnittrichtung gewählt, deren Verlauf aus dem Schema S. 17 ersichtlich ist.

Eine erste Reihe Schnittserien wurde mit Hilfe der Paraffinmethode hergestellt, Schnittdicke 10 μ. Zur Darstellung der Markscheiden benützten wir eine Hämatoxylin-Lithiumcarbonat Färbung; zur Darstellung der Zellen resp. deren Tigroidsubstanz die Gallocyanin-Nissl Färbung (Romeis). Die Eindeckung der auf Glasplatten aufgeklebten Schnitte erfolgte mit Cyclonlack.

Dieser Teil der technischen Arbeit wurde an der normal-anatomischen Anstalt Basel ausgeführt. Herrn Prof. E. Ludwig sei an dieser Stelle herzlich gedankt für die freundliche Überlassung eines Arbeitsraumes mit den nötigen technischen Hilfsmitteln. In einer zweiten Untersuchung wurde zu Vergleichs- und Kontrollzwecken die Gefriermethode zur Herstellung lückenloser Serien, von E. Frey angewendet. (Schweiz. Arch. f. Neur. und Psychiatrie 47, H. 1/2 1941.) Für die Zelldarstellung kam die Nissl-Methode (Kresylviolett) zur Anwendung. Die Markscheidenfärbung wurde nach den Angaben von Spielmeyer ausgeführt. (W. Spielmeyer, Techn.

d. mikr. Untersuchungen d. Nervensystems, 4. Aufl. 1930.) Die 25—30 μ dicken Schnitte wurden auf Objektträger aufgeklebt und mit Canadabalsam eingedeckt.

Beide Färbungen ergaben sehr gute Resultate.

Die Zeichnungen wurden mit Hilfe des Zeichnungs- und Projektionsspiegels der Firma Wild Heerbrugg hergestellt.

Für die Mithilfe und Ratschläge bei der Anfertigung der photographischen Aufnahmen, möchte ich meinem Freund cand. phil. H. R. Haefelfinger herzlich danken.

II. MAKROSKOPISCHER FORMVERGLEICH

KÜENZI hat festgestellt, dass mit wenigen Ausnahmen die dorsale Oberfläche des Vorderhirns bei allen Vögeln eine deutliche Furche aufweist. Diese als Vallecula bezeichnete Fissur grenzt nach median einen Wulst, den sogenannten Sagittalwulst (Dennler) ab und tritt in drei typischen Gestalten auf:

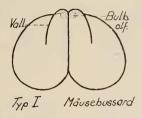
Im Typus I beginnt die Furche an der Basis der Lobi olfactorii oder etwas seitlich davon, biegt in leichtem Bogen nach aussen, gelangt auf die dorsale Oberfläche und läuft parallel der Medianen bis ins mittlere Drittel der Hemisphären.

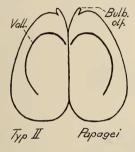
Beim Typus II setzt die Furche auf der Dorsalfläche in der Medianen ein, strebt nach vorn aussen, biegt nach caudal um und endet nach parallelem Verlauf zur Medianen im hinteren Drittel der Hemisphären.

Beim Typ III beginnt sie nahe der Basis der Lobi olfactorii, verläuft schräg nach hinten aussen, gelangt über den Aussenrand auf die Dorsalseite und hat im Ganzen einen queren Verlauf. (Fig. 1.)

Die Vallecula der Falconiformes ist dem Furchungstypus I zugeordnet, während die Strigiformes eines III Furche aufweisen. Furche I wird von Küenzi als ursprünglich, Furche II und III als abgeleitet betrachtet. Die Vallecula ist eine wichtige Grenzmarke, die bei den Falconiformes und bei den Strigiformes eine homologe Zone bezeichnet. Sie markiert die Stelle, wo die Lamina frontalis superior (Unterwulstlamelle) sich der Peripherie nähert. Diese flächige Marklamelle zieht von median, an der dorsalen Ventrikelkante des medianen Ventrikels beginnend, schräg nach dorsal oder dorsolateral. Sie ist bei den Nachtraubvögeln mächtig ausgebildet

und bildet die Grenzlamelle zwischen Hyperstriatum dorsale und ventrale. Fig. 2 zeigt Lage der Vallecula und Ausdehnung des Sagittalwulstes bei verschiedenen Arten in sagittaler und transversaler Ebene.





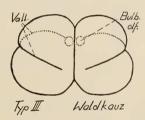


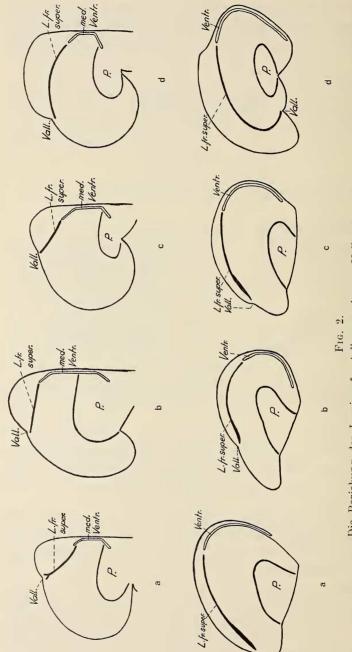
Fig. 1.

Dorsalansicht der Hemisphären von Mäusebussard, Papagei und Waldkauz, zur Demonstration der von Kuenzi unterschiedenen Valleculatypen. (I, II, III.)

Die Vallecula ist somit (wenigstens in den von uns untersuchten Fällen) nicht etwa von hinsichtlich des Gehirns "äusseren" Faktoren, etwa durch Raumverhältnisse in der Schädelhöhle bedingt, sondern eine echte Furche, die innere Verhältnisse des Gehirns wiederspiegelt.

Vergleichen wir in Fig. 2 die Verhältnisse in a), b), c) mit jenen in d), dann fallen uns zwei Tatsachen auf: 1. Starke Massenzunahme des Sagittalwulstes beim Waldkauz. 2. Starke Krümmung der bei a), b) und c) nur schwach gebogenen Unterwulstlamelle in Transversal und Sagittalebene.

Das Vorderhirn der Vögel füllt die Schädelhöhle vollkommen aus. Erfährt ein Areal eine Vergrösserung, dann müssen andere Zonen verschoben oder geringer entwickelt werden. Bei den Nachtraubvögeln sind durch die Massenzunahme des Sagittalwulstes die



Die Beziehung der Lamina frontalis superior zu Vallecula und Ventrikel. a) Huhn, b) Papagei, c) Turmfalk, d) Waldkauz. Obere Reihe: transversal; untere Reihe: sagittal. a) nach Schifferli, b) nach Kalischer).

Lobi olfactorii nach unten und hinten geschoben, sodass die Basalpartie gestaucht und geknickt erscheint, während die Tagraubvögel die gestreckte ursprüngliche Form der Hemisphären aufweisen, wie wir sie etwa beim Huhn oder Kiwi antreffen.

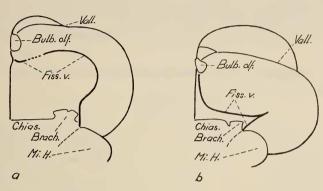


Fig. 3.
Verlauf der Fissura ventralis.

a) Baumfalk, b) Steinkauz.

Die Folgen der einseitigen Differenzierung treten besonders klar zu Tage, wenn wir die basalen Partien der beiden Formen miteinander vergleichen. Bei beiden Typen finden wir an der Basis, an der Stelle beginnend, wo das Brachium als weisser, markhaltiger Zug aus dem Telencephalon tritt, eine Grube oder Furche, die, wie Schnittbilder später zeigen werden, die oberflächliche Grenze zwischen Palaeostriatum augmentatum und Neostriatum bezeichnet.

Dieser Fissura ventralis (Edinger nannte sie Fissura limbica externa) entspricht am medianen Ventrikel die Fissura Neo-Palaeostriatica (Fissura limbica interna). Innere wie äussere Fissur sind aber nicht bei allen Familien so deutlich wie die konstanter auftretende dorsale Vallecula.

Die Fissura ventralis ist bei den von uns untersuchten Formen echt homolog. Sie beginnt und endet bei beiden Typen an morphologisch entsprechenden Stellen, zeigt aber bei den Nachtraubvögeln eine charakteristische Variation, die durch die schon erwähnte Massenvermehrung des Sagittalwulstes bedingt wird. Beim ursprünglichen, gestreckten Gehirn der Tagraubvögel verläuft die Fissura ventralis vom Hirnstiel aus zuerst nach lateral, schwingt

im Bogen gegen die Mediane und endet caudal der Lobi olfactorii. Sie grenzt gegen median eine flache Platte ab, welche die Oberfläche des Palaeostriatum augmentatum und primitivum darstellt. (Fig. 3 a).)

Beim Nachtraubvogelgehirn sind Frontalteil und Bulbarformation durch die enorme Vergrösserung des Sagittalwulstes so stark zurück und nach hinten gedrängt, dass die Fissura ventralis, nachdem sie kurz gegen lateral zieht, einen scharfen Knick erfährt und von dort gegen die Mediane und nach vorn zum Lobus olfactorius zieht. (Fig. 3 b).)

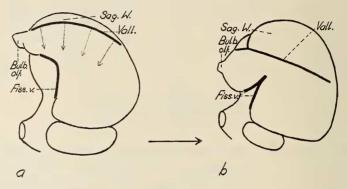


Fig. 4.

Lateralansicht der Hemisphären von a) Tagraubvogel, b) Nachtraubvogel. Durch die Massenverschiebung, die durch punktierte Pfeile angedeutet ist, kann das Vorderhirn der Tagraubvögel in jenes der Nachtraubvögel übergeführt werden. (Versuch am Plastilinmodell.)

Wir haben versucht, die erwähnte und angenommene Umformung im Plastilinmodell nachzuahmen, um die Ableitungsmöglichkeit der Vallecula III aus Vallecula I und jene der geknickten Fissura ventralis aus der gebogenen, zu prüfen. Durch Dehnung des Sagittalwulstes um einen bestimmten Betrag in lateraler Richtung konnte die Vallecula I des Tagraubvogelgehirns in die Vallecula III des Eulentypus übergeführt werden und die Folge dieser einfachen Procedur war eine Stauchung der Basis und eine Knickung der Fissura ventralis, wie sie für den Nachtraubvogel typisch ist. (Fig. 4.)

Obwohl wir keine Volumenmessung vorgenommen haben, können wir anhand der Oberflächenvergleiche mit Bestimmtheit annehmen, dass der grosse Elevationsunterschied, wie ihn der Hemisphärenindex ausdrückt zwischen Turmfalk (8,24) und Waldkauz (17,0) auf der Vergrösserung des Hyperstriatum dorsale und des Hyperstriatum accessorium beruht. Anders liegen die Verhältnisse z. B. beim Amazonaspapagei (16,1), der die gleiche Ranghöhe aufweist wie der Waldkauz, bei dem aber kein Striatumgebiet ausgesprochen vergrössert scheint. (Volumetrische Bestimmungen, Fritz 1949.)

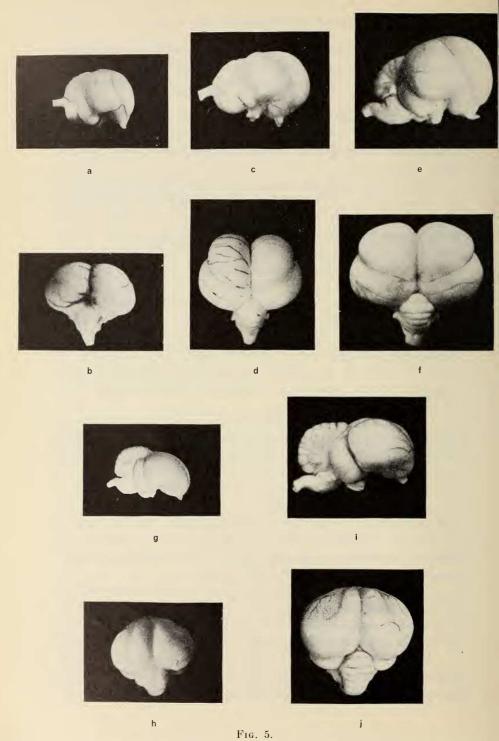
Diese beiden Beispiele zeigen, dass eine gesteigerte Ranghöhe auf verschiedenen Differenzierungswegen erreicht werden kann. Mit der Beschreibung der Vallecula und Fissura ventralis sind die Hauptunterschiede der äusseren Form der beiden Typen erfasst. Die übrigen Besonderheiten, wie Vallecula Sylvii, vorgewölbter Frontalteil (Fig. 4), und gegabelte Vallecula bei den Nachtraubvögeln sind von geringerer Tragweite für die Beurteilung der inneren Struktur, da keine sichtbare Beziehung zwischen Oberflächengestaltung und speziellen Kerngebieten zu bestehen scheint.

Die Unterschiede im Furchenverlauf und die dadurch bedingten Gestaltveränderungen der Oberflächenzonen sind innerhalb der Falconiformes und Strigiformes gering. Küenzi hat diese beiden Gruppen mit den Columbiformes zusammen, wegen ihrer konstanten Hirnform speziell erwähnt.

Aus den Indextabellen von Portmann entnehmen wir, dass die Massenverhältnisse dennoch stark variieren: Bei den Tagraubvögeln differiert der Hemisphärenindex von 5,4—9,78 und bei den Nachtraubvögeln von (8,45) 12,9—17,0. Das bedeutet, dass der Hemisphärenindex stark variieren kann, ohne dass bei der makroskopischen Betrachtung qualitative Unterschiede in der Lage der Gebiete und im Verlauf der Furchen auffallen. Der Bautypus ist derselbe, das Massenverhältnis von Sagittalwulst zu übrigem Vorderhirn weist dagegen, wenigstens bei den Strigiformes, erwähnenswerte und ins Auge fallende Abweichungen auf.

Zum Vergleich sind in Fig. 5 die Gehirne von Zwergohreule (8,45), Schleiereule (14,53) und Waldkauz (17,0) als Vertreter der Nachtraubvögel, von Turmfalk (8,24) und Mäusebussard (9,78) als Vertreter der Tagraubvögel, in Dorsal- und Seitenansicht dargestellt.

Wir erkennen aus diesen Darstellungen, dass bei den Nachtraubvögeln mit der Steigerung des Indexwertes eine Massenzunahme des Sagittalwulstes im Verhältnis zum übrigen Teil des Vorderhirns



a), b) Zwergohreule, c), d) Schleiereule, e), f) Waldkauz, g), h) Turmfalk, i), j) Mäusebussard.

einhergeht, während bei den Tagraubvögeln, wo der Indexunterschied nicht so krass ist, keine solche Erscheinung festzustellen ist.

Die geschilderte qualitative Einheitlichkeit erlaubt uns die Ergebnisse der histologischen Untersuchungen an einem Vertreter der Tagraubvögel, dem Turmfalk, und an einem Vertreter der Nachtraubvögel, dem Waldkauz, auch als gruppentypisch zu betrachten.

III. HISTOLOGISCHE FORMANALYSE

A. Allgemeines

Die im vorangehenden Abschnitt aufgezeigten beträchtlichen Variationen der Oberflächenstruktur des Vorderhirns der Vögel, lassen auf entsprechende Unterschiede im histologischen Bilde schliessen. In der Tat finden wir nicht nur im Volumen der Zellmassen von Art zu Art bedeutende Variationen sondern auch im cytologischen Bild entsprechender Gebiete.

Diese Verschiedenheiten und der massige Charakter der Striatumteile, der es oft unmöglich macht, Zonengrenzen aufzufinden, haben die Abgrenzung der Gebiete und ihre Homologisierung innerhalb der Vögel erschwert. Diese Schwierigkeiten in der Interpretation sind nicht ohne Wirkung auf die Nomenklatur geblieben und in den Arbeiten die vor Kappers und Huber-Crosby entstanden sind, bietet sich uns eine verwirrende Fülle von Begriffen dar.

Die Abgrenzung der Bezirke ist von verschiedenen Gesichtspunkten aus versucht worden. Rose hat auf cytoarchitektonischer Grundlage eine ins Detail gehende Feldereinteilung versucht und die Faserbeziehungen, die vor ihm für Edinger und Schröder und später für Kappers, Huber-Crosby, Craigie und andere wegleitend waren, nicht berücksichtigt. Aus diesem Grunde war es ihm nicht möglich die Nomenklatur seiner Vorgänger zu übernehmen, und er hat deshalb eine eigene Feldereinteilung mit Buchstabenbezeichnungen eingeführt.

Wie ähnlich schon vor ihm Kuhlenbeck, hat auch Källén, der vor kurzem (1953) die embryonale Situation geklärt hat, das ontogenetische Geschehen mit den schon bestehenden und dem Adulthirn zugedachten Begriffen nicht genügend umschreiben können und hat deshalb eine eigene Buchstabennomenklatur vorgeschlagen. In Tabelle I sind die Synonyme der wichtigsten Striatumgebiete zusammengestellt.

Da von unserer Seite keine embryologischen Studien gemacht worden sind, scheint es uns am Platze, einleitend auf die grundlegende und für die allgemeine Auffassung des Vogelvorderhirns bedeutungsvolle Arbeit Källens einzugehen.

Källén konnte vergleichend zeigen, dass bei den Vögeln, wie bei den übrigen Vertebraten sich das Vorderhirn aus zwei verschiedenen Migrationszonen differenziert: aus der Area dorsalis telencephali und aus der Area ventralis telencephali. Die Zellabkömmlinge der dorsalen Zone bilden palliale, die der ventralen Zone subpalliale Anteile am Adulthirn.

Källén hat die Proliferation genau verfolgt und die wichtigsten adulten Felder auf die von ihm mit a), b), c) und d) bezeichneten primären Zellsäulen zurückgeführt.

Seine Resultate und die gefolgerten Homologisierungen sind aus nachfolgender Zusammenstellung zu ersehen. Die Tabelle soll zugleich die Möglichkeit bieten, die Begriffe Källens mit jenen von Edinger, Huber-Crosby/Kappers und Rose zu vergleichen.

Die Untersuchungen Källens sind bedeutungsvoll und lassen das Vogelhirn vergleichend morphologisch in einem ganz neuen Licht erscheinen.

Vögel wurden seit jeher als ranghoch erkannt und ihre psychischen Leistungen jenen der Säuger nahegestellt. Die Tatsache, dass wir beim Vogel einen beinahe völlig reduzierten Cortex auffinden, hat zur Ansicht verleitet, dass Gebiete, die dem Striatum der Säuger homolog sind, die entsprechenden corticalen Funktionen beim Vogel übernommen haben. Diese Ansicht muss bei Berücksichtigung der Arbeit Källens revidiert werden und müsste neu folgendermassen formuliert werden: Beim Vogeltelencephalon sind die dem Striatum überlagerten Integrationsorte massig und striatumartig differenziert, während beim Säuger, der diesem Abschnitt ontogenetisch entsprechende Bezirk, rindenartig ausgebildet ist. Wir haben es somit beim Vogel nicht mit einem für den Cortex vikarierend eintretenden Striatum zu tun, sondern mit einem dem Cortex homologen Teil, der im Laufe der Stammesgeschichte eine völlig andersartige Differenzierung erfahren hat. Die Lamina

medullaris dorsalis (und die sie an der Basisfläche und Ventrikel markierende Fissura ventralis und Fissura Neo-Palaeostriatica) stellt die Grenze zwischen striatalem und pallialem Gebiet dar. Dass wir in dieser Lamelle und in den von ihr gegen caudal abgegrenzten Gebieten ürsprünglichere Teile vor uns haben als rostral und dorsal dieser Grenze, wird durch die relative Konstanz von Palaeostriatum augmentatum und primitivum und die relative Variabilität von Ektostriatum, Archistriatum, Neostriatum und Hyperstriatum, angedeutet.

HIBER-CROSBY KÄLLÉN: HOMOLOGE GEBIETE EDINGER ROSE KÄLLÉN KAPPERS BET SÄUGERN R - Δ HYPERSTRIATUM HYPERSTRIATUM c Ð CORTEX EKTOSTRIATUM EKTOSTRIATUM s. durastr. HYPERSTRIATUM NEOSTRI ATUM <: " EPISTRIATUM ARCHISTRIATUM dywood PALAEOSTRIATUM NUCLEUS CAUDATUS AUGMENTATUM + PUTAMEN MESOSTRIATUM PALAEOSTRIATUM GLOBUS PALLIDUS -I--+ NUCLEUS CENTRALIS PRIMITIVUM AMYGDALAE NUCLEUS CORTICALIS NUCLEUS BASALIS NUCLEUS BASALIS AMYGDALAE + NUCLEUS DES LAT. TR. OLFACTORIUS

TABELLE 1.

Folgende Zahlen demonstrieren den enormen Anteil den palliales Gebiet am Volumen des Vogelvorderhirns hat:

Wellensittich 82,3%, Wachtel 85,2%, Amazonas Papagei 85,3%, Star 88,9%, Turmfalk 90,5%, Waldkauz 95,0%.

(Die ersten vier Analysen stammen von Fritz 1949.)

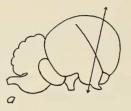
B. PALAEOSTRIATUM

a) Allgemeines.

Kappers unterteilt das Palaeostriatum in ein Palaeostriatum augmentatum und ein Palaeostriatum primitivum. Beide zusammen sind den drei Kernen, die Edinger mit Mesostriatum, Nucleus entopeduncularis und Nucleus parolfactorius bezeichnet, homolog.

Seit Kappers/Huber/Crosby wird der Nucleus parolfactorius als vordere Verlängerung des Palaeostriatum augmentatum betrachtet und nomenklatorisch nicht abgetrennt, während der Nucleus entopeduncularis dem Palaeostriatum primitivum homolog ist.

Die Lamina medullaris dorsalis ist bei allen Formen, von denen uns Abbildungen zur Verfügung stehen und auch bei den von uns untersuchten Arten eine deutliche, in ihrer ganzen Ausdehnung konstante Markschicht, im Gegensatz zu anderen Vorderhirngrenzen, wie z. B. der Lamina hyperstriatica, die in ihrem Fasergehalt stark variieren kann.



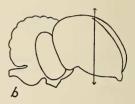


Fig. 6.

Lateralansicht mit eingetragener Schnittrichtung.

a) Waldkauz, b) Turmfalk.

Das Palaeostriatum augmentatum, das durch die Lamina medullaris dorsalis von den umgebenden Kernen getrennt wird, ist eindeutig abgrenzbar und es ist deshalb auch ohne weiteres möglich, die Abbildungen älterer Autoren, in denen dieses Gebiet als Mesostriatum oder Feld H (Rose) bezeichnet ist, in unserem Vergleich zu verwenden.

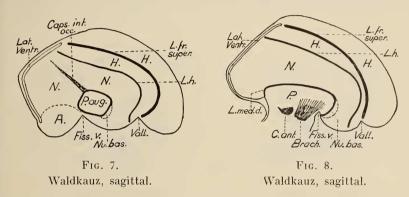
Die Schnittrichtung ist bei sagittalen Serien eindeutig gegeben. Bei Transversalschnitten ist sie schwer zu definieren, da im massigen Vogelvorderhirn eine Achse kaum festgelegt werden kann. Wir geben deshalb eine Lateralansicht vom Turmfalk und vom Waldkauzgehirn, in die die Schnittrichtungen eingetragen sind. (Fig. 6.)

b) Waldkauz, sagittal.

Durch die bei der Darstellung der äusseren Gestalt beschriebene Stauchung der Gehirnbasis wird das Palaeostriatum, das im ursprünglichen gestreckten Gehirn den grössten Teil der Basisfläche des Vorderhirns ausmacht, stark betroffen. Die frontocaudale Ausdehnung seiner basalen Oberfläche ist auf ein Minimum

zusammengedrängt. Es wird vom Frontalteil des Gehirns, vom Neostriatum frontale von ventral her nach innen gedrängt und hat damit an der Bildung der Basalplatte des Vorderhirns nur noch geringen Anteil.

Am weitesten nach vorn reicht das Palaeostriatum nahe dem medianen Ventrikel, wo es nur noch durch eine schmale Zone neostriatalen Gebietes von der Basis des Bulbus olfactorius getrennt wird, während es im lateralen Ausläufer keinen Anteil mehr hat an der basalen Oberfläche. In dieser Zone (Fig. 7) stellt es einen



kleinen runden Kern dar, der caudal vom Archistriatum, rostral vom Neostriatum und vom Nucleus basalis ins Innere abgedrängt wird.

In medianer Richtung nimmt es an Umfang rasch zu; seine grösste Ausdehnung erreicht es in der Mittelebene der Hemisphäre. (Fig. 8.)

Von der weit gegen das Zwischenhirn zurückgedrängten Fissura ventralis verläuft die Lamina medullaris dorsalis zuerst in rostraler Richtung, biegt nach kurzem Verlauf nach dorsal und caudal um und endet im ventralen Teil des lateralen Ventrikels. Ventral der dadurch bedingten Verwölbung des Palaeostriatum ist der Lamina medullaris dorsalis der mediane Bezirk des Nucleus basalis angelagert.

In einem Schnitt wie er in Fig. 9 dargestellt wird, ist der mediane Ventrikel tangential angeschnitten; das Palaeostriatum reicht weit nach vorn gegen die Basis des Bulbus olfactorius. Caudal grenzt es an den Ventrikel, dorsal und rostral wird es von einem schmalen Streifen Neostriatum bedeckt.

c) Waldkauz, transversal.

In der transversalen Ebene erscheint das Palaeostriatum augmentatum erstmals unmittelbar hinter dem Bulbus olfactorius und zwar an zwei Stellen: erstens medio-ventral an der Ventrikelkante und zweitens im untern Drittel der Hemisphärenmitte, wo zugleich die Brachiumfaserung als kompakte Masse auftritt. Die mediane Vorwölbung bildet im Querschnitt ein hochgestelltes Rechteck, das mit der Längsseite an den Ventrikel angelehnt ist. Die Lamina medullaris dorsalis ungibt das Gebiet allseitig. Dort wo sie auf

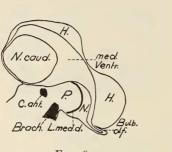


Fig. 9. Waldkauz, sagittal.

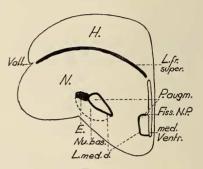


Fig. 10. Waldkauz, transversal.

den Ventrikel auftrifft ist eine schwache, aber deutliche Fissur, die Fissura Neo-Palaeostriatica, zu sehen.

Die mediane Kernmasse ist von Neostriatum umgeben während bei der lateralen nur die dorsale Seite von diesem Gebiet begrenzt wird; an das laterale Gebiet schliesst lateral das Ektostriatum und ventral der Nucleus basalis an. (Fig. 10.)

Weiter caudal, auf der Höhe wo der Tractus septo-mesencephalicus die untere Kante des medianen Ventrikels erreicht, verschmelzen die laterale und mediane Komponente des Palaeostriatum. Die Lamina medullaris dorsalis umgibt das Palaeostriatum dorsal und lateral und geht ventral, wo der Kern jetzt die ventrale Oberfläche bildet in die Fasern des Tractus fronto-archistriaticus über. Lateral liegt das grosskernige Ektostriatum dem Palaeostriatum kalottenförmig auf.

Im Zentrum des Palaeostriatum liegt die kompakte und schräggeschnittene Brachiumfaserung, die von einer feinfaserigen Zone, der Lamina medullaris ventralis, umgeben ist. Diese Zone, die im Nissl-Bild an den zwischen lockere kleine Kerne eingestreuten grossen motorischen Zellen zu erkennen ist, stellt das Palaeostriatum primitivum dar, das von Palaeostriatum augmentatum allseitig umgeben ist. (Fig. 11.)

Auf Schnitten, die im Bereich zwischen Fig. 10 und 11 liegen, finden sich im horizontalen Teil der Lamina medullaris dorsalis kleine Zellgruppen mit dichtgepackten granulären Elementen.

Wir werden später sehen, dass die Lamina medullaris dorsalis beim Turmfalk ähnliche Zellen enthält; diese Gebiete sind unseres Wissens nach in der Literatur bis jetzt nicht erwähnt worden.

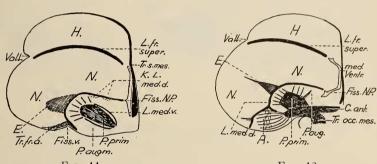


Fig. 11. Waldkauz, transversal.

Fig. 12. Waldkauz, transversal.

Etwas weiter caudal von Fig. 11, wo der Tractus septo-mesencephalicus nach lateral umbiegt, erscheinen ventral die vordersten Elemente des Tractus occipito-mesencephalicus und der Commissura anterior, die ins grosszellige Archistriatum, das genau ventral der lateralen Kante des Palaeostriatum auftritt, einstreben.

Das Palaeostriatum primitivum hat an Umfang noch etwas zugenommen und umgibt den kompakten Teil des Brachium allseitig. Die Lamina medullaris dorsalis ist an der Stelle, wo ihr das Ektostriatum anliegt am mächtigsten; hier treffen der Hauptteil und vor allem die stärksten Fasern die das Palaeostriatum durchziehen auf diese Lamina. (Vgl. Fig. 72.)

Fig. 12 stellt die Lageverhältnisse auf dem Niveau der Commissura anterior dar. Die Fissura Neo-Palaeostriatica ist deutlich ausgeprägt. Die Lamina medullaris dorsalis bildet eine halbkreisförmige Linie, die dorsal in der Mitte des immer mächtiger werdenden Archistriatum mündet, dort teilweise nach lateral umbiegt,

im weiteren Verlauf die dorsale und laterale Grenze des Archistriatum gegen das Neostriatum bildet, teilweise aber auch auf breiter Front ventral ins Archistriatum strebt. (Vgl. Fig. 73.)

Ca. 2 mm hinter der Commissura anterior treffen wir auf das hintere Ende des Palaeostriatum. Auf diesem Niveau erscheint der Ventrikel als schmaler Spalt dicht unter der lateralen und ventralen Oberfläche. Die Fissura ventralis ist im Schnitt deutlich als Einkerbung der Oberfläche zu erkennen. Die Lamina medullaris dorsalis geht lateral in die das Archistriatum abgrenzende Markschicht

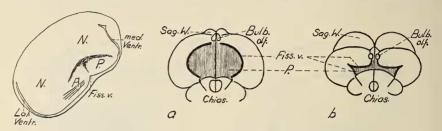


Fig. 13. Waldkauz, transversal.

Fig. 14.

Anteil des Palaeostriatum an der Basalfläche der Hemisphäre bei Tag- und Nachtraubvögeln.

a) Habicht, b) Waldohreule.

über; median stellt sie nur noch eine flächige Zone feiner Fasern dar. Dieser caudalste Abschnitt des Palaeostriatum erscheint nur noch als kleiner runder Kern, der den ventralen Gehirnrand berührt. (Fig. 13.)

d) Turmfalk, sagittal.

Dem Vorderhirn des Turmfalk fehlt die für das Waldkauzgehirn typische Stauchung. Die basale Unterlagerung des Palaeostriatum durch neostriatale und hyperstriatale Anteile und dessen Verdrängung ins Innere, wie sie für die Nachtraubvögel typisch ist, ist bei den Tagraubvögeln nicht eingetreten. Das Palaeostriatum hat seine ursprüngliche Lage beibehalten und nimmt den grössten Teil der Basalfläche des Vorderhirns ein. Fig. 14 soll diesen enormen Unterschied der palaeostriatalen Anteile an der ventralen Fläche bei zwei weiteren Vertreten der beiden Gruppen, bei Habicht und Waldohreule, noch einmal vergegenwärtigen.

Der laterale Ausläufer des Palaeostriatum bildet im Sagittalschnitt ein unregelmässiges Rechteck, dessen ventrale Seite die Mitte der Basisfläche berührt. Die rostrale Seite wird vom Ektostriatum, die dorsale vom Neostriatum und die caudale vom Archistriatum eingenommen. Die Fissura ventralis ist als Grenzmarke der Lamina medullaris dorsalis an der Basisfläche als Kerbe sichtbar.

Im Archistriatum erkennen wir die quergetroffene und in Aufsplitterung begriffene Faserung des Tractus occipito-mesencephalicus und der Commissura anterior. (Fig. 15.)

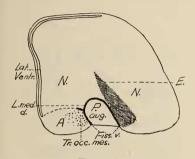


Fig. 15.
Turmfalk, sagittal.

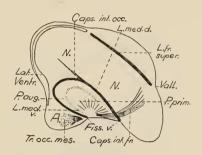


Fig. 16. Turmfalk, sagittal.

Weiter median tritt das Palaeostriatum primitivum auf, das auf dem Niveau eines Schnittes, wie er in Fig. 16 dargestellt ist ca. die Hälfte der Fläche des Palaeostriatum einnimmt. Seine Grenze gegen das Palaeostriatum augmentatum bildet eine aus feinen quergeschnittenen Fasern bestehende Lamelle: Die Lamina medullaris ventralis.

Die Lamina medullaris dorsalis zieht von der caudalen Kerbe der Fissura ventralis schräg nach hinten und oben. Sie biegt vor Erreichen des lateralen Ventrikels scharf um und verläuft in schwachem Bogen rostro-ventral gegen die rostrale Kerbe der Fissura ventralis. Auf diesem Schnittniveau sind die, einen caudalen und einen frontalen neostriatalen Bezirk abgrenzenden Capsulae interna occipitalis und frontalis, gut sichtbar.

Etwas weiter median mündet die Lamina medullaris dorsalis in den lateralen Ventrikel. Das Palaeostriatum augmentatum vergrössert sich einerseits auf Kosten des Palaeostriatum primitivum, andererseits indem es sich nach rostral noch etwas ausdehnt.

Nahe der Medianen erreicht es den grössten Umfang. Ein Schnitt durch diese Zone ist in Fig. 17 wiedergegeben.

In dem dem Zwischenhirn zugewandten Bereich des Palaeostriatum erkennt man das längsgeschnittene Brachium und die quergetroffenen Fasern der Commissura anterior.

Fissura Neo-Palaeostriatica (Die Einmündungsstelle der Lamina medullaris dorsalis in den lateralen Ventrikel) und Fissura ventralis sind beide deutlich; zwischen dieser caudalen und rostralen Kerbe verläuft die Lamina medullaris dorsalis in gleichmässigem dorsalkonvexem Bogen.

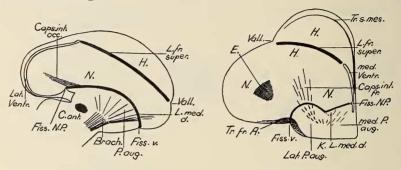


Fig. 17. Turmfalk, sagittal.

Fig. 18.
Turmfalk, transversal.

e) Turmfalk, transversal.

In der transversalen Ebene tritt uns das Palaeostriatum augmentatum kurz hinter dem Bulbus olfactorius in zwei getrennten Portionen entgegen, die aber schon nach wenigen Schnitten zusammentreten. Die horizontale Lamelle der Lamina medullaris dorsalis ist an der Stelle, wo sich diese laterale und mediane Komponente zusammenschliessen nach ventral eingebuchtet, und bildet so eine Grenzmarke, die auch in den caudaleren Teilen des Palaeostriatum noch zu erkennen ist. Vor und nach der Verschmelzung bildet der Kern die Obersläche der Gehirnbasis und ist nur im lateralen Teil durch die längsgetroffenen Fasern des Tractus fronto-archistriaticus von der Peripherie etwas abgehoben. Der laterale Abschnitt ist stark gefasert, während der mediane nur von wenigen feinen Fasern durchzogen wird. Über der lateralen Portion liegt das dichte Fasernetz der Lamina medullaris dorsalis. Hier entspringen die schräg nach oben und vorn ziehenden Faserbündel des Tractus thalamo-frontalis medialis pars frontalis (Capsula interna frontalis).

Innerhalb des medianen Teils liegt ein kleiner Kern, welcher der Einbuchtung der Lamina medullaris dorsalis über eine kurze Strecke von vorn nach hinten anliegt. Dieses dichte, aus mittelgrossen Zellen bestehende Gebiet, ist, soviel uns bekannt, noch nicht beschrieben worden. (Fig. 18.) (Vgl. Fig. 76.)

Caudal des oben beschriebenen Niveaus nimmt das Palaeostriatum augmentatum rasch an Grösse zu. Lateral der Verschmelzungstelle der beiden Portionen liegen die in Aufsplitterung

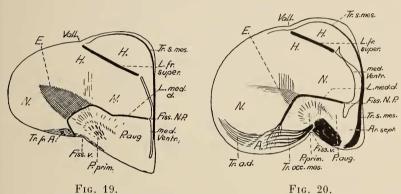


Fig. 19. Turmfalk, transversal.

Turmfalk, transversal.

begriffenen Faserbündel der Capsula interna frontalis und die zum Ektostriatum ziehende Brachiumfaserung. Median ziehen feine Fasern schräg latero-dorsal zur Lamina medullaris dorsalis.

Median der Fissura ventralis ist die Lamina medullaris ventralis flach angeschnitten und das Nissl-Bild zeigt an dieser Stelle die ersten grossen motorischen Zellen des Palaeostriatum primitivum. Der laterale Teil des Palaeostriatum augmentatum wird durch ein schmales Band längsgetroffener Fasern des Tractus fronto-archistriaticus pars medialis von der Oberfläche getrennt.

Am Ventrikel ist die Fissura Neo-Palaeostriatica deutlich zu erkennen. (Fig. 19.)

Weiter caudal, wo sich der Tractus septo-mesencephalicus rasch verdickt und gegen die auf dieser Höhe am mächstigsten auftretenden Züge des lateralen Vorderhirnbündels umbiegt, treten lateral im Palaeostriatum augmentatum Fasern der Commissura anterior und des Tractus occipito-mesencephalicus auf.

Das Archistriatum schiebt sich von ventral her zwischen Neostriatum und Palaeostriatum ein, wobei die senkrecht stehende Lamelle der Lamina medullaris dorsalis dorsal in der Mitte auf diesen Kernkomplex auftrifft. Die Lamina medullaris ventralis ist nicht als Lamelle zu erkennen, sondern als flächiges Fasernetz, von dem aus nach allen Seiten Markfasern gegen die Peripherie des Palaeostriatum augmentatum hinziehen. Die stärksten und meisten Bündel ziehen in die dorso-laterale Zone des Palaeostriatum, wo das Ektostriatum diesem Kerngebiet kappenförmig aufsitzt. Die vertikale Faserung der Lamina medullaris dorsalis ist etwas stärker und dichter als die des horizontalen Teiles. Dorsal der Fissura Neo-Palaeostriatica wölbt sich das Neostriatum stark in den Ventrikel vor. Weiter ventral geht die Ventrikelhöhle in einen Spalt über der schräg nach lateral abbiegt. So entsteht zwischen Tractus septomesencephalicus und ventralstem Ventrikelteil ein dreieckförmiges Gebiet, die Area septalis. (Fig. 20.)

Das Palaeostriatum setzt sich aus kleinen, dicht liegenden Zellen zusammen, zwischen die vereinzelt mittelgrosse Elemente eingestreut sind. Im Kernbild kann das Palaeostriatum primitivum klar abgegrenzt werden, da die kleinen Zellen hier viel lockerer liegen und zwischen diese viele sehr grosse Zellen eingestreut sind. (Die grössten Zellen, die im Vogelvorderhirn aufgefunden werden.) (Vgl. Fig. 68, No. 9 u. Fig. 78.)

Das Palaeostriatum zeigt in den folgenden Schnitten eine im Grossen und Ganzen konstante Umrisslinie bis etwa gegen das Niveau, auf dem die Commissura anterior die Mediane passiert. In dieser Zone wird das Paläostriatum vom immer mächtiger werdenden Archistriatum nach medio-dorsal verdrängt und nimmt rasch an Ausdehnung ab. Basal wird der Kern durch den mächtigen Tractus occipito-mesencephalicus begrenzt. Das laterale Vorderhirnbündel ist aus der Schnittebene verschwunden. Faserbündel finden sich nur noch in der Nähe der ventralen Ventrikelkante, im medio-dorsalen Abschnitt des Palaeostriatum. Diese Fasern streben ins Neostriatum und gehören dem Tractus thalamo-frontalis medialis pars caudalis an (Capsula interna occipitalis). Im Nissl-Bild erkennen wir in seinem Verlauf innerhalb des Palaeostriatum noch wenige grosse Zellen, die für das Palaeostriatum primitivum typisch sind. Die Fissura Neo-Palaeostriatica ist noch deutlich vorhanden, fällt aber schon beinahe mit der ventralen Ventrikelspitze zusammen. Ventral des Tractus occipito-mesencephalicus, unmittelbar lateral der Fissura ventralis, liegt ein kleiner runder Kern, der Nucleus taenia. (Fig. 21.)

Weiter hinten biegt der mediane Ventrikel seitlich aus um in den lateralen Ventrikel überzugehen. Hier liegt das caudale Ende des Palaeostriatum, das vom Archistriatum und vom Neostriatum nach ventro-median gegen die Ventrikeloberfläche gedrängt wird.

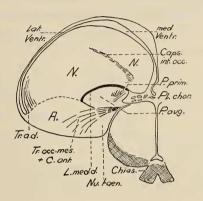


Fig. 21.
Turmfalk, transversal.

f) Zusammenfassender Vergleich.

Weder im Palaeostriatum augmentatum noch im Palaeostriatum primitivum lassen sich bei der Gegenüberstellung von Turmfalk und Waldkauz, als Vertreter der Tag- und Nachtraubvögel, bedeutende qualitative morphologische Unterschiede nachweisen.

Auch der kleine, beim Turmfalk beschriebene Kern der Lamina medullaris dorsalis ist beim Waldkauz vorhanden, nur finden wir bei letzterem noch ähnliche kleine eingestreute Zellgruppen entlang des horizontalen Teils dieser Lamina.

Im Allgemeinen sind die Zellen beim Turmfalk etwas kleiner, zeigen aber in beiden Zonen des Palaeostriatum, bei Turmfalk und Waldkauz eine ähnliche Kombination der Typen.

Anders steht es mit Lage, Form und Masse. Folgende drei Punkte müssen hervorgehoben werden:

1. Form und Lage des Palaeostriatum werden durch die bei der Beschreibung der äusseren Form erwähnten Verschiebungen be-

dingt. Die Fissura ventralis ist bei den Eulen rostro-caudal geknickt, die Fissura Neo-Palaeostriatica ventro-caudal abgebogen, während die entsprechenden Marken beim Turmfalk in beiden Richtungen nur schwach abgebogen sind.

Dies bedeutet, dass das Palaeostriatum bei Tag- und Nachtraubvögeln wohl eine homologe Lage einnimmt (Homologe Grenzlinien), dass seine räumlichen Beziehungen zu den umgebenden Kernen bei beiden Typen jedoch verschieden sein können. So finden wir im Frontalteil beim Waldkauz neostriatales und hyperstriatales Gebiet an der ventralen Peripherie, während beim Turmfalk, in Schnitten die durch die entsprechende Zone gehen, das Palaeostriatum die ventrale Oberfläche erreicht.

- 2. Das laterale Vorderhirnbündel und im speziellen dessen frontale Komponente ist beim Waldkauz bedeutend faserreicher als beim Turmfalk. Diese Tatsache steht sehr wahrscheinlich in direktem Zusammenhang mit der enormen Grösse des Sagittalwulstes bei den Eulen.
- 3. Der Massenanteil des Palaeostriatum am Vorderhirn ist bei den Tagraubvögeln grösser als bei den Nachtraubvögeln. (Vgl. Fig. 14.)

C. NEOSTRIATUM

a) Allgemeines.

Als Neostriatum wird ein grosses Kerngebiet bezeichnet, das zwischen Palaeostriatum augmentatum und Hyperstriatum eingelagert ist.

Edinger hat dieses Gebiet dem Hyperstriatum zugerechnet und auch Kappers beschreibt es als Hyperstriatum inferius (1922) und erst später als Neostriatum (1928). Bei Rose (1914) finden wir diesen Kernkomplex unter der Bezeichnung G₁, G, G₂ und L; er erwähnt diese Gebiete gemeinsam als grösstes histologisches Zentrum des Vorderhirns, an dem eine frontale, parietale und occipitale Partie unterschieden werden kann. Kalischers Striatum frontale, parietale und occipitale entsprechen dem Neostriatum neuerer Autoren, die Unterteilung scheint aber nicht auf cytologischen oder faseranatomischen Besonderheiten, sondern auf topographischen Beziehungen zu beruhen.

Das Neostriatum ist im allgemeinen klar abgrenzbar. Die dorsale und rostrale Grenze wird von der Lamina hyperstriatica

(Tractus fronto-occipitalis) dargestellt, die bei den meisten uns bekannten Formen im Lateralteil in Querschnitten charakteristisch S-förmig verläuft; sie ist entweder als Markschicht ausgebildet, oder, wenn die markhaltigen Fasern fehlen, als zellfreie Zone zu erkennen.

Lateral grenzt das Neostriatum an die Obersläche, median an den Ventrikel. Bei manchen Vögeln kann eine deutliche Fissura Neo-Palaeostriatica beobachtet werden, als ventrale Grenzmarke, und in gewissen Zonen eine Fissura Neo-Hyperstriatica, als entsprechende dorsale Grenze am Ventrikel.

Den Hauptanteil an der ventralen Grenzfläche des Neostriatum nimmt das Palaeostriatum augmentatum ein, resp. die dieses dorsal begleitende Lamina medullaris dorsalis; ausserdem wird es ventral vom Ektostriatum, Nucleus basalis und im Occipitalteil vom Archistriatum begrenzt.

Ob der Nucleus Tractus fronto-archistriaticus zum Neostriatum gezählt werden soll, oder ob er als distinkter Kern abgegrenzt werden soll, ist von Huber und Crosby nicht entschieden worden.

Kocher sieht eine direkte Beziehung dieses Kernes zum Nucleus basalis (Mauersegler). An Faserzügen, die in engerer Beziehung zum Neostriatum auftreten, finden wir den Tractus fronto-archistriaticus als markreichen Zug der latero-ventralen Oberfläche, den Tractus thalamo-frontalis pars caudalis, und frontalis (Capsula interna frontalis und occipitalis, Schröder), den Tractus archistriaticus dorsalis und die verschiedenen Komponenten des lateralen und frontalen Vorderhirnbündels, die das Neostriatum in aufgelöster Formation durchziehen oder in ihm enden.

Die wesentlichen cytologischen Besonderheiten sind schwer allgemein zu fassen, da einerseits innerhalb des Neostriatum, je nach Zone Unterschiede im Zellbild auftreten, anderseits die in der Literatur zu findenden Angaben für einen sicheren Vergleich ungenügend sind.

Eine Unterteilung des Neostriatum in drei Abschnitte ist schon von Rose versucht worden; er unterscheidet die Felder G_1 , G und G_2 . Diese Gebiete sind von neueren Autoren bestätigt worden, und entsprechen dem Neostriatum frontale, intermediale und caudale. Diese neuen Begriffe wurden von Huber und Crosby vorgeschlagen und basieren auf Untersuchungen am Sperling. Bei diesem Vogel ist allerdings nur das Neostriatum caudale von den übrigen Ge-

bieten eindeutig zu trennen, während die Grenze zwischen Neostriatum frontale und intermediale nur schwer zu bestimmen ist. Die beiden Autoren stellen ausserdem im Neostriatum caudale eine Pars anterior und posterior fest, wobei diese beiden Gebiete durch den Tractus archistriaticus dorsalis voneinander abgegrenzt werden.

Beim Kiwi sind nach Craigie das Neostriatum frontale und intermediale nicht identifizierbar, eine Feststellung die auch Durward gemacht hat. Der Letztere geht mit Craigie einig, dass eine caudale Partie abgegrenzt werden kann; es ist aber fraglich, ob zwei der drei Zonen, die durch die Gabelung der Lamina medullaris dorsalis gebildet werden, mit der Pars anterior und posterior von Huber und Crosby homologisiert werden können.

Schifferli teilt das Neostriatum in drei Abschnitte ein, die durch die Capsula interna frontalis und occipitalis gebildet werden und bezeichnet sie von rostral nach caudal Neostriatum frontale, intermediale und caudale. Kocher konnte Neostriatum frontale und intermediale nicht voneinander abgrenzen. Pars posterior und pars anterior des Neostriatum caudale, sowie die Zone L sind nach ihm bei Mauersegler und Schwalbe aber eindeutig vorhanden.

Eine Zusammenstellung der aus der Literatur gewonnenen Beschreibungen die sich auf die Cytologie des Neostriatum beziehen, zeigt deutlich, dass die Abgrenzung des Neostriatum und seiner Teile auf Grund von cytologischen Eigentümlichkeiten nicht durchgeführt werden kann.

Solange wir keine genauen Darstellungen (Zeichnung, Photographie) der Grösse, Dichte und Anordnung der Zellen besitzen, können die allgemein gehaltenen Beschreibungen höchstens als Hinweis für die Zugehörigkeit, nicht aber als sichere Bestimmungsmöglichkeit gelten. Wir werden im Folgenden versuchen die bestehende Einteilung des Neostriatum in ein Neostriatum frontale, intermediale, caudale pars anterior und posterior, auch für den Turmfalk und Waldkauz durchzuführen. Auf die Problematik der Felderung werden wir in der Zusammenfassung zurückkommen.

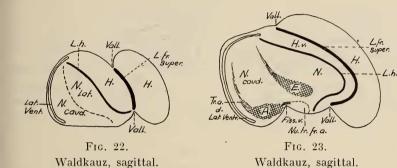
b) Waldkauz, sagittal.

Die lateralen Sagittalschnitte werden durch die tief einschneidende Vallecula in eine caudale und in eine rostrale Partie zerlegt.

Zwischen der dorsalen und ventralen Kerbe verläuft die Lamina frontalis superior in schwach konvexem Bogen.

Das Neostriatum finden wir im caudalen Abschnitt, dessen ganzen hinteren und unteren Teil es einnimmt. Die Lamina hyperstriatica, als dorsorostrale Begrenzung, verläuft von der ventralen Valleculakerbe ungefähr parallel zur Lamina frontalis superior bis zum dorsalen Spalt des lateralen Ventrikels.

Cytologisch können wir zwei Abschnitte unterscheiden: 1. Einen vorderen, dessen Zellen locker liegen und von mittlerer Grösse sind.



(Neostriatum laterale.) 2. Einen hinteren, wo sie enger liegen und grössere Elemente eingestreut sind. (Neostriatum caudale.)

Der Übergang von Typus 1 zu Typus 2 ist unscharf und eine Grenze kann nur künstlich gesetzt werden. (Fig. 22.)

Weiter median erscheint ventral, mit dorsocaudal ausgezogener Spitze, das kommaförmige Ektostriatum, das von der ventralen Oberfläche durch den Nucleus tractus fronto-archistriaticus und dessen Fasern getrennt ist.

Rostral der ventralen Ventrikelkante liegt der laterale, grosskernige Abschnitt des Archistriatum.

Die Lamina hyperstriatica ist rostral wieder stark zurückgebogen und reicht weit nach hinten gegen die Fissura ventralis, die als Einbuchtung im Schnitt gut zu erkennen ist. Das Archistriatum macht nur einen kleinen Teil aus, an dem mächtigen, sonst ausschliesslich aus Neostriatum und nur im dorsalen Bereich aus einer schmalen Lamelle Hyperstriatum bestehenden Occipitalpol.

Im caudalen Abschnitt, dessen vordere Grenze durch die Capsula interna occipitalis markiert wird, kann ein anterodorsaler und ein posteroventraler Abschnitt unterschieden werden; an der Berührungszone der beiden Gebiete verläuft der Tractus archistriaticus dorsalis von ventral nach dorsal. Als cytologische Eigentümlichkeit des posterioren Abschnittes lassen sich die grossen Zellen anführen. (Fig. 23.)

Fig. 24 stellt einen Sagittalschnitt durch die Mitte der Hemisphäre dar. An Gebieten treten neu auf: Nucleus basalis, Palaeostriatum primitivum, Palaeostriatum augmentatum und das Archi-

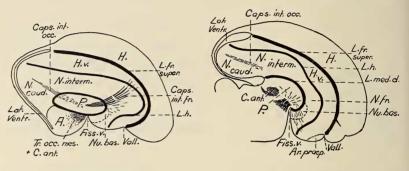


Fig. 24. Waldkauz, sagittal.

Fig. 25. Waldkauz, sagittal.

striatum. Das Ektostriatum befindet sich in seiner ganzen Ausdehnung lateral unserer Schnittebene. Auf dieser Höhe erreicht das Neostriatum seine grösste Ausdehnung. Im vorderen Teil sehen wir die ins Neostriatum und weiter ins Hyperstriatum ziehenden Fasern des Tractus thalamo-frontalis medialis pars frontalis. Dieser Zug ist in diesem Fall nicht als kompakte Capsula interna frontalis ausgebildet wie beim Huhn, sondern die Fasern durchqueren das Neostriatum in aufgelöster Formation.

Die Capsula interna frontalis kann als Grenze zwischen intermedialem Neostriatum und frontalem Neostriatum betrachtet werden. Im Letzteren liegen die Zellen etwas dichter.

Der caudale Teil des Tractus thalamo-frontalis medialis oder die Capsula interna occipitalis ist jedoch als kompakte Lamelle in unserem Schnitt zu sehen und grenzt ein caudales Gebiet vom intermedialen Neostriatum ab. Die Lamina hyperstriatica reicht weit nach hinten in den nun besonders stark in den Ventrikel vorgewölbten Occipitalteil. Die folgenden Schnittbilder sind dem medianen Drittel der Hemisphäre entnommen. Der Sagittalwulst und das das Neostriatum im occipitalen Teil überlagernde Hyperstriatum haben an Ausdehnung zugenommen, während Palaeostriatum und Neostriatum gegen die Mitte des Gehirns zu an Masse abnehmen.

Die Lamina hyperstriatica ist rostral nicht mehr so deutlich wie auf weiter lateral liegenden Schnitten. Ihre stetige konvexe Schwingung hat einem unregelmässigen Verlauf Platz gemacht und man hat den Eindruck, als werde das Neostriatum vom sich ausbreitenden Hyperstriatum verdrängt.

In Fig. 25 befinden wir uns auf der Höhe der Area praepyriformis, die als schmale, nach hinten spitz zulaufende Lamelle am Vorderpol der Hemisphäre zu erkennen ist. Rostral der Area praepyriformis ist der Bulbus olfactorius als schwache Vorwölbung angedeutet.

Der Ventrikel ist dorsal ein weiter Hohlraum, der in rostraler Richtung in einen schmalen Spalt übergeht und weit nach vorn reicht.

Auch der ventrale Abschnitt des Ventrikels ist auf diesem Niveau bedeutend ausgedehnter als auf lateralen Schnitten.

Ventro-caudal in der Ventrikelvorwölbung, die von der schmalen Hyperstriatumlamelle und dem Neostriatum gebildet wird, sehen wir die Capsula interna occipitalis die das caudale neostriatale Gebiet vom intermedialen Neostriatum trennt.

Im rostralen Bereich stellt das Neostriatum nur noch ein schmales Kerngebiet dar.

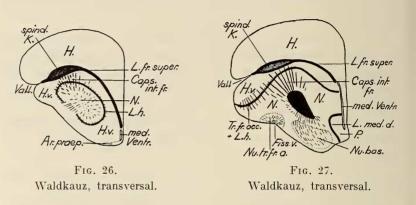
c) Waldkauz, transversal.

In transversaler Serie, von rostral nach caudal betrachtet, treffen wir kurz hinter dem Bulbus olfactorius auf Neostriatum.

Der Spalt des medianen Ventrikels, der weiter vorn in den Ventrikel des Bulbus olfactorius übergeht, ist noch sehr klein und ganz auf die Medioventrale beschränkt.

Die Krümmung des Vorderhirns in der Längsachse bedingt eine Unterlagerung neostriatalen Gebietes durch Hyperstriatum. Das hat zur Folge, das im vorderen Bereich das Neostriatum kernförmig im Hyperstriatum ventrale eingebettet liegt. Die Faserbündel des Tractus thalamo-frontalis medialis pars frontalis (Capsula interna frontalis) streben kreisförmig vom Neostriatum

aus ins Hyperstriatum. Dieser Zug ist rostral in starker Aufsplitterung begriffen und nur dorsal im Neostriatum, wo sich der Hauptanteil seiner Faserung vorfindet, sind die Markfasern noch zu relativ starken Bündeln zusammengeschlossen. Lateral und ventral bildet eine im Markscheidenbild dunkel hervortretende Linie die Grenze zwischen Hyperstriatum und Neostriatum. Es ist dies eine sehr feine Lamelle quergeschnittener Markfasern: Der Tractus fronto-occipitalis oder die Lamina hyperstriatica.



Ganz ventral ist die Area praepyriformis als schmales, kleinkerniges Band zu erkennen. (Fig. 26.)

Auf der Höhe von Fig. 27 erscheint uns das Neostriatum schon nicht mehr als einheitliche Kernmasse. Die medianste und rostralste Vorwölbung des Palaeostriatum ist ventral des medianen Ventrikels als kleinkernige Zone sichtbar. Das Neostriatum hat sich jetzt lateral und latero-ventral bis an die Peripherie ausgedehnt und wird nur noch dorsal vom Hyperstriatum begrenzt. Ventral stellen wir einen Übergang in ein dichtzelligeres im Nissl-Bild dunkler erscheinendes Gebiet fest. Im Gegensatz zum Neostriatum finden sich hier die kleinen Elemente sehr zahlreich. Diese faserreiche Zone, die nicht scharf abzugrenzen ist, stellt den Nucleus basalis dar.

Die Capsula interna frontalis liegt nun als kompakte Masse im Zentrum des Neostriatum. Ihre stärksten Faserbündel ziehen dorsal gegen die Lamina hyperstriatica und von dort gegen den im Hyperstriatum liegenden spindelförmigen Kern. In der mittleren Partie des Neostriatum streben die Markfasern in feiner Verteilung gegen die Peripherie und lassen die ganze Fläche dieses Kerngebietes dunkler erscheinen. Im Gebiet des Nucleus basalis finden sich viele feine Markfasern, die nicht nur senkrecht, sondern auch parallel zur Oberfläche hinziehen. Im dorsalen und lateralen Abschnitt ist die Schrägfaserung, wie Kalischer sie nennt, vermehrt längs getroffen, sodass wir besonders die im lateralsten Teil liegenden Fasern nicht als quergetroffene Bündel (wie ventral und zentral), sondern als weithin zu verfolgende Bahnen erkennen können.

Ganz lateral im Neostriatum, an jener Stelle, wo weiter caudal die Fissura ventralis auftritt, sind zahlreiche dünne Fäserchen zu erkennen, die von der Oberfläche fächerartig nach innen ziehen, deren Hauptanteil aber parallel der Oberfläche und dieser entlang nach medio-ventral strebt. In dieser feinen Markfaserung haben wir voraussichtlich die frontalsten Ausläufer des Tractus frontoarchistriaticus vor uns. Das Gebiet, das von der eben beschriebenen Faserung eingenommen wird, deckt sich im Grossen und Ganzen mit einer Kernzone, die grosse, aber nicht sehr dicht liegende Zellen aufweist: Sie stellt den vordersten Ausläufer des Nucleus tractus fronto-archistriaticus dar.

Die Lamina hyperstriatica ist auf ihrer ganzen Ausdehnung sehr deutlich und von der lateralen Oberfläche bis zum medianen Ventrikel als kernfreie Zone ausgebildet. Als Markschicht ist sie nur in der lateralen Hälfte der Hemisphäre zu erkennen; sie bildet dort die schon erwähnte typische S-Krümmung. (Vgl. Fig. 70.)

Auf diesem Niveau kann die cytologische Variation im Neostriatum etwa wie folgt beschrieben werden:

An ein laterales grosskerniges Gebiet (laterales Neostriatum) grenzt ein mittleres an, das aus kleinen, relativ locker liegenden Elementen zusammengesetzt ist. (Neostriatum intermediale.) Eine scharfe Grenze ist weder vom lateralen zum mittleren, noch von diesem zum medianen, das dem Ventrikel anliegt zu ziehen. Dieses letzte Gebiet (Neostriatum frontale) weist eine grössere Zahl mittelgrosser Elemente auf und zeigt im Nissl-Bild eine dunkle Färbung; es ist das faserärmste der drei erwähnten Zonen. (Vgl. Fig. 67, Nr. 11, 12.)

Auf dem nächsten Schnitt (Fig. 28) drängt sich das Palaeostriatum von medio-ventral her gegen das Zentrum des Neostriatum vor. Die Lamina medullaris dorsalis bildet die Grenze zwischen Palaeostriatum und Neostriatum im medianen Teil der Hemisphäre. Lateral sind die Verhältnisse ähnlich wie weiter rostral: Ventral grenzt der Nucleus basalis an die Lamina medullaris dorsalis. Lateral von diesem Kern liegt der Nucleus tractus fronto-archistriaticus. Zwischen Nucleus basalis und ventraler Oberfläche bleibt noch eine schmale Zone neostriatalen Gebietes bestehen. Diese Erscheinung ist als Unterlagerung zu verstehen, bedingt durch die Krümmung des Vorderhirns in der Längsachse.

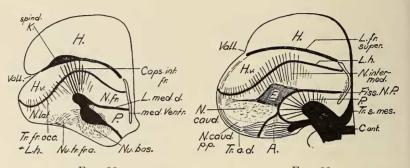


Fig. 28. Waldkauz, transversal.

Fig. 29. Waldkauz, transversal.

Die Hauptmasse der Markfaserbündel verläuft in der dorsolateralen Kante des Palaeostriatum. Ventral fasert die Lamina medullaris in den Nucleus basalis auf. Der diesen Kern unterlagernde Teil neostriatalen Gebietes ist ebenfalls von quergetroffenen gleichmässig verteilten Fasergruppen stark durchsetzt.

In der ventro-lateralen Bucht (Gebiet des Nucleus tractusfronto-archistriaticus) stossen verschiedene Faserkomponenten zusammen.

Einmal die der Oberfläche parallellaufenden Fasern des Tractus fronto-archistriaticus pars frontalis, dann Fasern des lateralen Vorderhirnbündels und schliesslich die neostriatale Komponente des Nucleus basalis.

Die Fasern des lateralen Vorderhirnbündels verlaufen von der unteren Kante des Palaeostriatum lateral ins Neostriatum, entweder gegen die Einbuchtung des Tractus fronto-archistriaticus, oder in langen Zügen und in schwachem Bogen ins Hyperstriatum. Diese Letzteren verlaufen völlig parallel zur Schnittebene. (Laterale Schrägfaserung.)

Die Lamina hyperstriatica ist wie im vorangehenden Schnitt nur lateral als Markschicht deutlich. Der mediane Teil des Neostriatum weist viel weniger Fasern auf als der laterale. (Vgl. Fig. 71.)

Der nächste Schnitt ist an jener Stelle gewählt, wo Brachium cerebri, Commissura anterior und Tractus septo-mesencephalicus ungefähr in gleicher Mächtigkeit zusammentreffen. (Fig. 29.)

Auf diesem Niveau treten neu auf: Ektostriatum, Archistriatum und Commissura anterior.

Das Ektostriatum liegt als grosszellige, stark färbende keilförmige Masse mit seiner Basis der Umbiegungsstelle der Lamina medullaris dorsalis an. Dieser Keil weist mit seiner Spitze in lateraler Richtung. Etwas ventral der unteren Basisecke des Ektostriatum gabelt sich die Lamina medullaris dorsalis in zwei Aeste, wobei beide gegen die ventrale Oberfläche streben und das Archistriatum zwischen sich fassen.

An der lateralen Seite des Archistriatum entspringen zahlreiche Fasern und ziehen der Peripherie entlang bis ins Hyperstriatum und gegen die Lamina frontalis superior.

Es scheint aber, dass diese Markfasern nicht ausschliesslich aus dem Archistriatum stammen (Tractus archistriaticus dorsalis) sondern auch aus der Lamina medullaris dorsalis, und dass ein Teil damit als Fasern des lateralen Vorderhirnbündels gedeutet werden muss.

Auch in den übrigen Abschnitten des Neostriatum finden sich markreiche Fasern, ausgenommen im mediansten Teil, der nun stark in den Ventrikel vorgewölbt ist. Im periventrikulären Grau, zwischen Neostriatum und Ventrikel ist eine quer- und schräggeschnittene Faserschicht zu erkennen. In dieser Gegend ist die Fissura Neo-Palaeostriatica deutlich zu sehen, während die Fissura Neo-Hyperstriatica nicht erkennbar ist.

Der Hauptanteil der Schrägfaserung entspringt dem dorsalen Ektostriatum und strebt senkrecht auf die Lamina hyperstriatica zu, die auch auf diesem Niveau nur lateral als deutliche Markschicht ausgebildet ist.

Von der lateralen Spitze des Ektostriatum ziehen feine Fasern pinselförmig ins Neostriatum.

Cytologisch, nach Zellgrösse, Dichte, Färbbarkeit und Verteilung beurteilt, lässt sich eine Oberflächenzone scharf abgrenzen; das übrige, die Hauptmasse des Neostriatum ausmachende Gebiet

zeigt zwar cytologisch bemerkenswerte Variationen, scharfe Gebietsabtrennungen lassen sich aber nicht durchführen. Lateral treffen wir zuerst auf die laterale Oberflächenzone (lateral surface area). Ihr dicht anliegend und etwa die gleiche Mächtigkeit aufweisend folgt das stark anfärbende Zellen enthaltende Gebiet, in das die Fasern des lateralen Vorderhirnbündels und des Tractus archistriaticus dorsalis eingebettet liegen. Die Hauptmasse des Neostriatum bietet uns ungefähr dasselbe Bild, wie wir es für den vorangehenden Schnitt beschrieben haben. Das latero-ventrale grosskernige Gebiet (Neostriatum caudale pars anterior) hat an Ausdehnung noch etwas zugenommen, im medianen Bereich ist hingegen die Abtrennung eines dichteren und stärker färbenden Gebietes nicht mehr möglich.

Die grössten Zellen des Neostriatum treffen wir ventral, dort, wo die Fasern des Tractus archistriaticus dorsalis die Lamina medullaris dorsalis in breiter Front verlassen um peripher nach dorsal gegen das Hyperstriatum zu ziehen. Hier, im Neostriatum caudale pars posterior, finden sich Zellen, die den grössten Zellen, die im Vorderhirn vorkommen, jenen des Palaeostriatum primitivum und des Archistriatum, kaum an Grösse nachstehen. (Vgl. Fig. 67, Nr. 6.)

Der Übergang der grosszelligen Gebiete (Neostriatum caudale pars anterior und posterior) zu dem den Hauptanteil ausmachenden kleinerzelligen Gebiet des Neostriatum ist ein allmählicher und es ist nicht möglich eine genaue Grenze anzugeben. Die Übergangszone entspricht etwa einer Linie, die etwas ventral des Ektostriatum diesem parallelläuft, von der lateralen Spitze des ektostriatalen Keiles nach dorsal zieht und schliesslich in der Lamina hyperstriatica endet.

Auf dem Niveau eines Schnittes, wie ihn Fig. 30 darstellt, sind Palaeostriatum und Sagittalwulst stark im Abnehmen begriffen und werden kurz darauf weiter caudal verschwinden. Lateroventral ist in diesem Schnitt der vorderste Ausläufer des lateralen Ventrikels getroffen.

Das Neostriatum beginnt sich an dieser Stelle, die als Anfang des occipitalen Bereichs bezeichnet werden könnte, stark auszubreiten und verdrängt im lateralen Teil die Lamina hyperstriatica und damit das Hyperstriatum ventrale nach dorsal. Damit verschwindet die typische S-Krümmung dieser Lamelle und die Grenze zwischen Hyperstriatum und Neostriatum verläuft nun als sanft geschwungene Linie beinahe horizontal; gegen den medianen Ventrikel zu sinkt sie etwas gegen ventral ab. Das Ektostriatum ist bis auf ein kleines Zellgebiet nahe der Lamina medullaris dorsalis verschwunden.

Die für das ganze Ektostriatum typische Markfaserung ist aber noch zu sehen, ebenso eine, vom Ektostriatum gegen die ausgeprägteste Stelle der Lamina hyperstriatica ziehende Markfaserver-

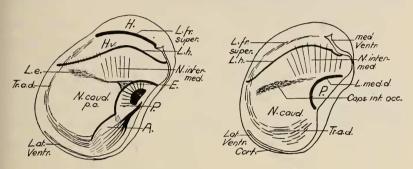


Fig. 30. Waldkauz, transversal.

Fig. 31. Waldkauz, transversal.

dichtung, die man Lamina ektostriatica nennen könnte und die mit der weiter caudal folgenden Capsula interna occipitalis in Beziehung tritt. Eine Unterteilung des Neostriatum in die Abschnitte intermediale und caudale ist möglich, wenn die Markfaserung zu ihrer Definition herbeigezogen wird. Die oben beschriebene Lamina ektostriatica kann somit als Grenze zwischen Neostriatum caudale und intermediale bezeichnet werden.

Das caudale Neostriatum wird durch den Tractus archistriaticus dorsalis in eine vordere und eine hintere Komponente geschieden.

Die folgenden Schnitte führen uns in den Occipitalpol. Im rostralen Bereich (Fig. 31) hängt das Striatum nur noch im dorsalen und lateralen Abschnitt mit der medianen Rinde und der lateralen Corticoidschicht zusammen, die übrigen 2/3 seiner Oberfläche werden vom Ventrikel gebildet.

Die Fissura Neo-Palaeostriatica ist nicht mehr zu sehen, während die Fissura ventralis, die sich als Delle in dem als Vorwölbung in die Ventrikelhöhle vorragenden Teil des Occipitalpoles fortsetzt, noch deutlich zu erkennen ist. Die Fasern der Lamina medullaris dorsalis streben von der Fissura ventralis aus nach dorsomedian, biegen aber bald im rechten Winkel um und ziehen gegen die ventrale Oberfläche.

Die Fasern drängen sich, je weiter wir nach hinten gelangen immer näher zusammen, zentrieren sich auf die Ecke des beschriebenen Winkels und bilden schliesslich den Tractus thalamofrontalis medialis pars caudalis (Capsula interna occipitalis). In den hintersten Teilen des Occipitalpoles verbreitert sich dieser Zug zu einer horizontalen Lamelle.

Median beginnt die Lamina hyperstriatica am Ventrikel, zieht in dorsolateraler Richtung, wobei sie nur einen schmalen Streifen Neostriatum zwischen sich und das Palaeostriatum einfasst und biegt schliesslich an der Grenze des medianen Drittels in die Horizontale um. Lateral trifft sie auf die dorsale Kante des lateralen Ventrikels. An dieser Stelle ist nahe der Oberfläche eine starke Markfaserschicht zu sehen, die in engem Kontakt mit dem Tractus archistriaticus zu stehen scheint. Dieser Zug bildet ein lockeres Fasergebilde, das vom ventro-lateralen Neostriatum aus, der Oberfläche parallel gegen die Lamina frontalis superior zieht.

Eine grosse Zahl feiner Fasern streben von der Lamina medullaris dorsalis gegen lateral. In ihrer Fortsetzung erkennen wir gegen das Hyperstriatum ventrale zu, die jetzt schwächere aber breitere Lamelle, die wir als Lamina ektostriatica oder als Ausläufer der Capsula interna occipitalis bezeichnet haben.

Im medianen Teil streben die auf weiter Strecke geschnittenen Markfasern der Schrägfaserung von der Lamina medullaris dorsalis resp. deren Übergang zur Capsula interna occipitalis gegen die Lamina hyperstriatica und ins Hyperstriatum. Ihre Anzahl nimmt von der Stelle aus, wo die Capsula interna am mächtigsten ist, nach lateral und median rasch ab.

Die Zellen zeigen von latero-ventral (caudales Neostriatum) nach dorso-median (intermediales Neostriatum) eine Grössenabnahme und eine Dichtezunahme.

Caudal von Fig. 31 liegt das Striatum frei in der Ventrikelhöhle und besteht, ausser einer schmalen Lamelle Hyperstriatum, ganz aus neostriatalen Anteilen. Die Lamina hyperstriatica ist nicht mehr so deutlich zu erkennen wie auf Schnitten durch die Mitte des Gehirns; sie ist nur noch als kernfreie Zone, die keine Markfasern mehr enthält, ausgebildet. Die Capsula interna occipi-

talis ist median etwas verdickt. Lateral bildet sie eine horizontalliegende Fläche von der aus lange Fasern ins ventrale Hyperstriatum ziehen. (Vgl. Fig. 74.)

d) Turmfalk, sagittal.

Das Neostriatum weist beim Turmfalk ganz ähnliche Verhältnisse auf, wie Kocher sie für den Mauersegler beschrieben hat. Im Unterschied zu den Nachtraubvögeln erstreckt sich das Neostriatum in sagittalen Schnitten durch die Mitte der Hemisphäre,

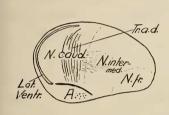


Fig. 32.
Turmfalk, sagittal.

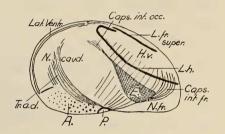


Fig. 33. Turmfalk, sagittal.

vom caudalen bis zum rostralen Pol, während bei den Eulenartigen der vorderste Bezirk ausschliesslich vom Hyperstriatum eingenommen wird. Form und Lage des Neostriatum ist bei den Tagraubvögeln nicht in dem starken Masse von den Kernen des Sagittalwulstes beeinflusst, wie bei den Eulen.

Ganz allgemein kann das Neostriatum bei den Tagraubvögeln als horizontalliegende Platte beschrieben werden, die lateral und caudal kolbenförmig verdickt erscheint.

Die Lamina hyperstriatica, die das Neostriatum in seiner ganzen dorsalen Fläche bedeckt, ist im Nissl-Bild im weitaus grössten Teil dieser Fläche deutlich als feine, kernlose Zone sichtbar. Ihre Faserung ist hingegen nur in wenigen Bezirken ausgeprägt.

In Fig. 32 betrachten wir einen Sagittalschnitt durch eine Zone die den lateralsten Ausläufer des Archistriatum gerade noch anschneidet. Das Neostriatum nimmt die ganze Fläche des Schnittes ein, mit Ausnahme der corticoidalen Teile und der schmalen Lamelle lateralen Archistriatum.

Dort wo der laterale Ventrikel dorsal endet, streben die Fasern des Tractus archistriaticus dorsalis von ventral herkommend, in breiter Schicht ein. Mit Ausnahme der etwas dichteren Lage der Zellen im rostro-ventralen Bezirk (Neostriatum frontale), erscheint die ganze Fläche als cytologisch einheitliches Gebiet.

Fig. 33 stellt einen Schnitt aus dem medianen Teil des lateralen Drittels der Hemisphäre dar. Das Neostriatum erfährt in dieser Zone starke formale Veränderungen. Ventro-caudal vergrössert sich das Archistriatum rasch, dorso-rostral tritt das Hyperstriatum ventrale auf und ventral erkennen wir den lateralsten Ausläufer des Palaeostriatum augmentatum. Im vorderen Drittel tritt das Ektostriatum als sichelförmiger Kern auf und verdrängt das Neostriatum fast völlig aus dem vorderen Bereich der Hemisphäre. Die Markfaserung hat gegenüber dem vorangehenden Schnitt an Dichte und Ausdehnung zugenommen, mit Ausnahme des Tractus archistriaticus dorsalis, dessen Faserzahl verringert ist.

Von der schwach ausgebildeten Lamina medullaris dorsalis streben kräftige Markfasern ins Ektostriatum. Dieses im Markscheidenbild beinahe schwarz erscheinende Gebiet ist das markfaserreichste Kerngebiet des Vorderhirns bei den von uns untersuchten Vögeln und bildet die Ausgangsbasis des Hauptanteils der Fasern, die vom Brachium her ins Neostriatum ziehen. Von der dorsalen Spitze des Ektostriatum streben Fasern der Capsula interna occipitalis gegen dorso-caudal und trennen ein caudales Neostriatum vom übrigen Neostriatum ab. Ventro-rostral sind die Fasern im Ektostriatum sehr dicht gelagert und ziehen als Capsula interna frontalis ins Neostriatum, kreuzen die Lamina hyperstriatica und gelangen ins Hyperstriatum ventrale. Aber nicht nur von diesen beiden Polen, sondern in der ganzen Länge der Ausdehnung des Ektostriatum treten lange, parallelgerichtete Markfaserzüge aus und streben ins Hyperstriatum ventrale. (Schrägfaserung, Kalischer). Über dem ektostriatalen Bereich ist die Lamina hyperstriatica nicht nur eine kernlose Zone; sie ist hier als feine, senkrecht zur Schrägfaserung liegende Marklamelle ausgebildet. Im dorso-caudalen periventrikulären Grau und der nach rostral folgenden Corticoidschicht findet sich eine feine Tangentialfaserung. Die Lamina frontalis superior ist in ihrem lateralsten Bereich getroffen, ein Zeichen dafür, dass auf diesem Niveau der Sagittalwulst beginnt.

Fig. 34: Dieser Schnitt trifft die mediansten Teile des Archiund des Ektostriatum. Im Sagittalwulst tritt Hyperstriatum dorsale, Nucleus intercalatus hyperstriati und die Lamina frontalis suprema auf. Das Neostriatum ist auf diesem Niveau ein vom caudalen bis zum rostralen Pol reichendes Kerngebiet, das hinten verdickt erscheint, während es vorne von dorsal her, durch das Hyperstriatum ventrale und von ventral her, durch den Nucleus basalis zusammengedrängt wird. Ventral wird es von der Lamina medullaris dorsalis begrenzt. Wo diese caudal endet streben die Fasern des Tractus occipito-mesencephalicus und der Commissura anterior in das hier nur noch schmale Archistriatum ein. Ein

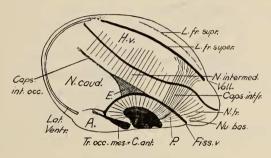


Fig. 34.
Turmfalk, sagittal.

frontales Neostriatum als cytologisch relativ einheitliche Zone können wir abgrenzen, wenn wir die grossen Zellen und ihre etwas dichter erscheinende Anordnung im Gebiete vor der Capsula interna frontalis, als für eine Abtrennung charakteristisch genug anerkennen wollen.

Entsprechend bildet die Capsula interna occipitalis eine Grenze zwischen caudalem und intermedialem Neostriatum. (Vgl. Fig. 68, Nr. 6, 11, 12.)

Über dem ganzen Gebiet der Lamina medullaris dorsalis und am dichtesten dort, wo die Capsula interna occipitalis von ihr abzweigt, streben parallelliegende Fasern ins Neostriatum und durch dieses hindurch ins Hyperstriatum. Im Bereiche des Nucleus basalis ist die Schrägfaserung am dichtesten, während unmittelbar caudal dieses Kerns die Capsula interna frontalis, durch ihre besonders dicken Bündel auffallend, direkt zur Unterwulstlamelle zieht. (Lamina frontalis superior.)

In der Folge der Sagittalschnitte, median von jenem, der in Fig. 34 dargestellt ist, wird im dorsalen Bereich die Lamina frontalis

superior immer deutlicher. Mit ihr tritt die Vallecula, die vorher nur als flache Grube sichtbar war, im Schnitt als Kerbe in Erscheinung. Hyperstriatum dorsale und Hyperstriatum accessorium werden rasch grösser und drängen das Hyperstriatum ventrale, dessen hintere Grenze sich immer weiter nach caudal verschiebt, gegen das Neostriatum. Rostral tritt der Nucleus olfactorius lateralis und der Bulbus olfactorius auf. (Fig. 35.)

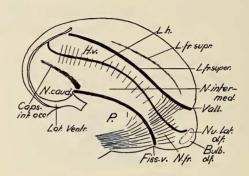


Fig. 35.
Turmfalk, sagittal.

Das frontale Neostriatum, das sich durch dichtere Lagerung der Zellen vom dahinterliegenden intermedialen Neostriatum einigermassen unterscheiden lässt, stellt nur noch eine schmale, horizontalliegende Platte dar, dorsal durch die Lamina hyperstriatica, ventral durch die Lamina medullaris dorsalis begrenzt.

Das nach caudal folgende intermediale Neostriatum reicht bis zur Capsula interna occipitalis, die den kolbenförmig in den lateralen Ventrikel vorragenden Occipitalteil durchzieht und das in zwei Zonen gegliederte caudale Neostriatum vom letzteren trennt. Im Bereiche der Faserung dieser Capsula und caudo-ventral anschliessend liegt ein Gebiet in das zahlreiche granuläre Elemente eingestreut sind, während weiter ventral die Zahl der Körner geringer ist und die grossen Zellen locker gelagert sind. Das erste, dorsal liegende Gebiet entspricht dem Neostriatum caudale pars anterior, das ventrale dem Neostriatum caudale pars posterior.

e) Turmfalk, transversal.

Das Neostriatum erscheint von rostral nach caudal betrachtet als schmale Platte, beginnt kurz hinter dem Bulbus olfactorius

und bedeckt den ventralen und lateralen Vorderpol der Hemisphäre. Lateral erscheint dieses Gebiet etwas verdickt. An der Grenze des rostralen Drittels nimmt das Neostriatum rasch an Mächtigkeit zu und lehnt sich median an den sich nach dorsal ausdehnenden Ventrikel an.

Mit dem Auftreten des Palaeostriatum wird die Form des Neostriatum etwas unregelmässiger. Im verbreiterten lateralen Gebiet tritt das Ektostriatum auf und ventral davon der Nucleus tractus fronto-archistriaticus. Ungefähr in der Mitte ventral nehmen die Fasern des Tractus fronto-archistriaticus einen beträchtlichen, der Oberfläche anliegenden Bezirk ein; unmittelbar dorsal davon liegt der Nucleus basalis.

Ausserdem wird durch die caudalwärts immer mächtiger werdenden zentralen Fasermassen das Neostriatum in seiner mittleren Zone so stark verändert, dass es sich histologisch nicht mehr als einheitliches Gebiet darstellt.

Die kompliziertesten Verhältnisse treten im mittleren Niveau der Hemisphäre auf: Hier zeigt sich deutlich eine Trennung in einen lateralen grosszelligen Teil (Neostriatum laterale), einen mittleren, im Bereiche der stärksten Schrägfaserung liegenden Abschnitt mit mittelgrossen bis kleinen Zellen in lockerer Lage (Neostriatum intermediale) und in einen medialen, dichtzelligen Teil. (Neostriatum frontale.) (Vgl. Fig. 68, Nr. 11, 12.)

Dorsal wird das Neostriatum in seiner ganzen Ausdehnung von der Lamina hyperstriatica begleitet.

Gegen den occipitalen Bereich zu wird der laterale Teil des Neostriatum ausserordentlich mächtig, während der mediane Bezirk dem Ventrikel als schmale Platte folgt.

Auf dieser Höhe wird das grosskernige laterale Neostriatum vom Tractus archistriaticus dorsalis in ventro-dorsaler Richtung durchzogen.

Das hier beginnende Archistriatum drängt sich wegen seiner relativ geringen Grösse nur unbedeutend in den Bereich des Neostriatum von ventral her ein.

Gegen den Occipitalpol zieht sich das Hyperstriatum immer weiter nach dorso-median zurück und überlässt dem Neostriatum, ausser einem schmalen dorso-medianen Streifen, den ganzen hinteren Teil der Hemisphäre. Die hinterste Kuppe des frei in den Ventrikel ragenden Hinterlappens besteht nur aus neostriatalem Gebiet. Fig. 36 stellt einen Schnitt dar, der durch den vordersten Bereich des Neostriatum geht. Ventro-median erkennen wir den Bulbus olfactorius, an dessen Mitralzellenschicht die Area praepyriformis lateral anschliesst. Die zellarme Zone, die diese Area gegen das Hyperstriatum sondert, geht lateral unmittelbar über in die ebenfalls zellarme Zone der Lamina hyperstriatica. Diese Grenze, die eine schmale Partie neostriatalen Gebietes gegen die ventrale Oberfläche hin abgrenzt, biegt nach kurzem horizontalen Verlauf nach innen und dorsal und endet schliesslich an der latero-dorsalen

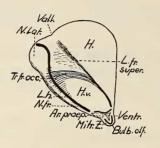


Fig. 36. Turmfalk, transversal.

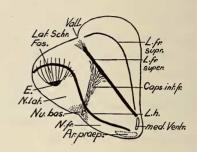


Fig. 37.
Turmfalk, transversal.

Oberfläche, nahe der Vallecula. Durch das Einbiegen der Lamina hyperstriatica schneidet diese Grenze lateral ein breiteres Gebiet Neostriatum aus als median, wo dieses nur eine schmale, gegen die Area praepyriformis auslaufende Platte bildet. Vom Neostriatum abzusondern ist eine schmale Oberflächenschicht, in der eine spärliche Tangentialfaserung der Oberfläche entlang zieht. Im schmalen ventralen Bereich ist der Tractus fronto-occipitalis deutlich ausgebildet und wir erkennen, dass er zur Lamina frontalis superior in Beziehung tritt. Der laterale und mediane Bezirk des Neostriatum werden durch Fasern des Tractus fronto-occipitalis, die hier bis zur Peripherie ziehen voneinander geschieden. Das Zwischengebiet ist etwas zellärmer und die wenigen Zellen sind so gerichtet, dass sie mit ihren Längsachsen der Faserung parallel liegen. Von dieser Zwischenzone aus, in der Längsachse nach hinten, folgen wenige Schnitte caudal die vordersten Elemente des Ektostriatum. (Vgl. Fig. 75.)

Da sich in diesem vorderen Bereich der Hemisphäre die Verhältnisse in der Caudalrichtung rasch ändern, haben wir für Fig. 37

einen Schnitt gewählt, der nur wenige Schnitte hinter dem vorher beschriebenen Niveau liegt.

Die Area praepyriformis ist in ihrem hintersten Bezirk getroffen. Das Neostriatum behält seine Form ungefähr bei, hat sich aber mit der Vergrösserung der Gesamtschnittfläche ebenfalls ausgedehnt.

Neu tritt das Ektostriatum auf, an jener Stelle, die wir oben als Zwischenzone zwischen lateralem und medianem Neostriatum bezeichnet haben. Ventral vom Ektostriatum erkennen wir den Nucleus basalis, der sich durch eine dichte Lage quergeschnittener Fasern und durch den Mangel an grossen Zellen auszeichnet, die für das ihn umgebende Neostriatum typisch sind.

Lateraler und medianer Bezirk des Neostriatum sind in Faserung und Zellanordnung klar verschieden. Im ersteren (Neostriatum laterale) sehen wir lange Züge der ektostriatalen Komponente der neostriatalen Faserung von ventral nach dorsal gegen das Hyperstriatum ziehen, während im zweiten die Markfaserung etwas dichter ist, eher quergeschnitten und als vorderster, sich aufsplitternder Abschnitt des Tractus fronto-archistriaticus und des Brachiums zu deuten ist. Das medio frontale Gebiet fällt durch dichte Lagerung der Zellen auf. (Neostriatum frontale.)

Caudal von dem in Fig. 37 dargestellten Frontalschnitt wird das Neostriatum immer weiter von der Oberfläche abgedrängt durch das medio-ventral auftretende und sich rasch nach lateral ausdehnende Palaeostriatum augmentatum. Gleichzeitig verschiebt sich die dorsale Kante des medianen Ventrikelspaltes immer weiter nach dorsal. Die lateral der Vallecula liegenden Bezirke nehmen an Mächtigkeit zu und damit das Hyperstriatum ventrale und das grosszellige laterale Neostriatum. Die Masse, die letzteres dorsal gewinnt, büsst es ventral zum Teil wieder ein durch das sich ausdehnende Ektostriatum und den ebenfalls noch etwas grösser werdenden Nucleus Tractus fronto-archistriaticus. Der Nucleus basalis verliert an Grösse und kommt median des Ektostriatum zu liegen.

Die beschriebenen Verhältnisse sind in Fig. 38 und 39 dargestellt. Der erste Schnitt trifft den vordersten Bereich des Palaeostriatum augmentatum. Die Lamina hyperstriatica beginnt nahe der dorsalen Grenze des senkrecht stehenden medianen Ventrikelspaltes, verläuft zuerst schwach nach dorsal, fällt über dem lateralen Neostriatum nach ventral ab und erreicht schliesslich auf ungefähr

der gleichen horizontalen Ebene, auf der es median beginnt, die Oberfläche im lateralsten Bereich der Hemisphäre.

Im lateralen Neostriatum erkennen wir das Ektostriatum, ein rundes Kerngebiet, das sich durch dichtere Lage, aber schwächere Färbung der Zellen auszeichnet. Im Markscheidenbild sehen wir, dass dieser Kern ein dichtes Fasernetz enthält, und dass von hier aus eine starke längsgeschnittene Faserung entspringt, die in breiter Front ins Neostriatum und ins Hyperstriatum ventrale zieht, wobei die Lamina hyperstriatica senkrecht gekreuzt wird. Diese

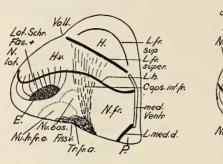


Fig. 38. Turmfalk, transversal.

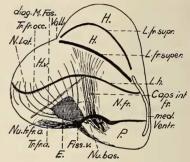


Fig. 39.
Turmfalk, transversal.

Markfaserung ist für die typische reihige Anordnung der Zellen im Neostriatum laterale verantwortlich. (Laterale Schrägfaserung.)

Fig. 39 zeigt die Verhältnisse etwas caudal von Fig. 38. Im Markscheidenbild erkennen wir eine starke Vermehrung der Fasern. Die Lamina medullaris dorsalis reicht nun weit nach lateral und endet in der Fissura ventralis. Über dieser Fissur liegt das dichte Fasernetz des Ektostriatum. Die von ihm ausgehenden Fasern kreuzen die Lamina hyperstriatica, die hier nicht nur eine kernfreie Zone sondern eine schwache Faserlamelle darstellt. (Tractus fronto-occipitalis.)

Auffällig ist eine dichte, diagonale Markfaserzone, die quer vom ventrolateralen Bereich des Ektostriatum gegen dessen mediodorsale Spitze zu verläuft um endlich in der Mitte des Schnittes in die dorsale Biegung der Lamina hyperstriatica einzumünden. Im Nissl Bild ist diese Zone zu erkennen an ihrer geringen Zahl grosszelliger Elemente. (Vgl. Fig. 77.)

Hier erkennen wir auch, dass diese Zone noch etwas weiter nach ventral reicht, als aus dem Markscheidenbild ersichtlich ist, und in der undeutlichen Grenzlinie, die den Nucleus tractus-frontoarchistriaticus abgrenzt, endet.

Von der Lamina medullaris dorsalis aus, zieht die Hauptmasse der Capsula interna frontalis in dicken Bündeln gegen die dorsale Ausbuchtung der Lamina hyperstriatica und trennt die lockere, grosskernige laterale von der dichten, kleinkernigen medianen

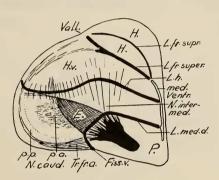


Fig. 40.
Turmfalk, transversal.

Zone. Im Gebiet der Faserung finden sich die gleichen Zelltypen wie median nur in viel lockerer Anordnung.

Der Nucleus basalis endet auf dem Niveau von Fig. 39.

Im Bereiche zwischen Fig. 40 und 41 geht der Sagittalwulst stark zurück. Das Palaeostriatum primitivum und augmentatum nehmen andererseits stark an Masse zu, sodass das dazwischenliegende Neostriatum sich in dorsaler Richtung verschiebt ohne sich in Ausdehnung und Form bemerkenswert zu verändern.

Das Ektostriatum wird in der Folge immer grösser und Fig. 40 stellt es auf dem Niveau seiner grössten Ausdehnung dar.

Faserung: Latero-ventral erkennen wir den Tractus frontoarchistriaticus, der sich median an die Lamina medullaris dorsalis anlegt. Das Ektostriatum ist ausserordentlich reich an Markfasern. Wir stellen 2 Bereiche fest: Einen zentralen und einen peripheren. Im innern liegen die Fasern netzartig und dicht, im äussern ordnen sie sich zu Zügen, wobei der laterale Zug in ventro-dorsaler, der dorsale in medio-lateraler Richtung zieht. Es entsteht so an der Spitze, die in latero-dorsaler Richtung weist, eine typische Kreuzung dieser beiden Züge.

Die horizontalliegende Faserung fällt in ihrem Verlauf z.T. mit der Lamina hyperstriatica zusammen. Diese trifft aussen auf die tangentiallaufenden Fasern, die im Tractus fronto-archistriaticus entspringend, der Oberfläche entlang bis in den Sagittalwulst oder die Lamina frontalis superior gelangen.

Im Gebiet zwischen Tractus fronto-archistriaticus, Peripherie, Lamina hyperstriatica und Ektostriatum verliert die netzförmige Faserung gegen die Oberfläche zu stetig an Dichte. In ähnlicher Weise verringert sich die Faserzahl im Neostriatum zwischen Ektostriatum und medianem Ventrikel, mit dem Unterschied, dass hier die Fasern nicht netzförmig sondern hauptsächlich ventro-dorsal angeordnet sind. (Vgl. Fig. 78.)

Lateral und latero-ventral begleitet eine grosskernige und locker gelagerte Zellmasse, die wir schon aus weiter vorne liegenden Niveaus kennen, streifenförmig die Oberfläche. (Neostriatum caudale pars posterior.)

Zwischen dieser Zone und dem Ektostriatum liegt ein Gebiet, wo die Zellen gegen das Zentrum zu immer kleiner werden und eine immer dichtere Lage einnehmen. Diese Zone entspricht etwa jenem Gebiet, in dem die oben erwähnte, ebenfalls gegen das Zentrum zu dichter werdende, netzartige Faserung liegt. (Neostriatum caudale pars anterior.)

Ventral an diese beiden Bereiche schliesst eine kleine Zone an welche die grössten Zellen aufweist die wir im Neostriatum festgestellt haben. Der median vom Ektostriatum liegende Abschnitt des Neostriatum weist mittlere bis kleine Zellen auf und ist im Grossen und Ganzen ein einheitliches Gebiet. (Neostriatum intermediale.) (Vgl. Fig. 68, Nr. 6, 11.)

In der Folge schwindet der Sagittalwulst und das Ektostriatum, während ventrolateral das Archistriatum und ventro-median die Area septalis erscheint. Der mediane Teil des Neostriatum wölbt sich immer mehr in den Ventrikel vor, was zur Folge hat, dass die Fissura Neo-Palaeostriatica immer deutlicher wird. Lateral tritt im Bereiche des Neostriatum der vorderste Bezirk des lateralen Ventirkels auf. Durch ihn verdrängt, erreicht das Neostriatum, ausser in der dorso-lateralsten Kante, die Gehirnoberfläche nicht mehr.

In Fig. 41 befinden wir uns auf der Höhe des ventral umbiegenden Tractus septo-mesencephalicus.

Faserung: Neu treten auf, der Tractus occipito-mesencephalicus und die Commissura anterior, die als kräftige, sich aufsplitternde Bündel ins Archistriatum eindringen.

Das Neostriatum ist gegenüber rostraleren Schnitten an Markfasern ärmer geworden. In ihm sehen wir den Tractus archistriaticus dorsalis, der vom Archistriatum aus, in breiter Formation der lateralen Peripherie entlang und durch das Neostriatum gegen

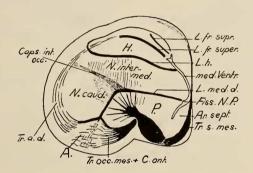


Fig. 41.
Turmfalk, transversal.

den lateralen Ausläufer des Hyperstriatum ventrale bis zur Lamina frontalis superior hinzieht.

Aus der dorsalen Faserung des Ektostriatum, die in Fig. 40 sich noch der Lamina hyperstriatica angeschlossen hatte, hat sich ein nicht mehr horizontalliegender, nun in latero-dorsaler Richtung zeigender Zug formiert: Der Tractus thalamo-frontalis medialis pars caudalis oder die Capsula interna occipitalis. (Vgl. Fig. 79.)

Kerngebiete: Im ventralen Bereich des Tractus archistriaticus dorsalis liegen die grössten Zellen des Neostriatum in relativ gedrängter Anordnung. Dem Verlauf dieser Faserung nach dorsal folgend, nimmt die Zellgrösse und Dichte etwas ab, ebenso, wenn wir von der Peripherie gegen die Capsula interna occipitalis vorgehen. Jenseits der Capsula interna, also median (im Neostriatum intermediale), finden sich keine grossen Nervenzellen mehr. Hier liegen die kleinen Zellen in gleichmässiger Anordnung und Verteilung von der Capsula interna occipitalis bis zum medianen Ventrikelspalt

Die Kleinheit dieser Zellen tritt beim Vergleich mit den dorsal der Lamina hyperstriatica liegenden Zellen, die sehr gross und stark gefärbt sind, besonders deutlich hervor. Der S-förmige Verlauf der Lamina hyperstriatica hat sich verflacht, und wir erkennen diese kernfreie Zone als beinahe gerade und horizontal verlaufend. Eine Fissura Neo-Hyperstriatica ist an ihrem medianen Ende nicht deutlich. Lateral erreicht sie die Peripherie nicht, sondern biegt nach dorsal um und verläuft, von der Oberfläche immer den gleichen Abstand haltend, bis zur dorsalen Kante des medianen Ventrikels. Weiter caudal nähern sich die dorsalen Kanten des medianen und lateralen. Ventrikelspaltes und verschmelzen schliesslich dorsal in der Mitte der Hemisphäre. Die ventralen Kanten nähern sich ebenfalls, verschmelzen aber erst hinter dem caudalen Ende des Archistriatum.

Das kleinkernige intermediale Neostriatum geht stark zurück, während der grosskernige Abschnitt (Neostriatum caudale) sich ausdehnt und ersteres gegen die dorso-mediane Peripherie drängt. Auch das Palaeostriatum wird von diesem sich rasch vergrössernden Gebiet verdrängt und nimmt, ventral in der Mitte, nur noch einen schmalen Bezirk ein.

Das Archistriatum wird caudalwärts immer kleiner und nimmt das Gebiet zwischen den ventralen Ventrikelkanten des medianen und lateralen Ventrikels ein.

Der Tractus thalamo-frontalis medialis pars caudalis bildet immer noch die Grenze zwischen caudalem und intermedialem Neostriatum. Seine Faserdichte nimmt aber stark ab und die Hauptmasse des Markes konzentriert sich medio-ventral.

In Fig. 42 werden diese Verschiebungen deutlich: Die Lamina hyperstriatica beginnt auf der medianen Seite der Hemisphäre im periventrikulären Grau, trennt eine schmale Schicht Hyperstriatum gegen die Oberfläche ab und endet im periventrikulären Grau noch bevor die dorsale Wölbung der Oberfläche beginnt.

Die Capsula interna occipitalis besitzt die Hauptmasse ihrer Fasern ventro-median. Hier sehen wir sie noch in Verbindung mit den caudalsten Fasern der Lamina medullaris dorsalis und von hier aus ziehen die stärksten Fasern ins kleinkernige Neostriatum, das von ihr und der Lamina medullaris dorsalis eingeschlossen wird. Der übrige Faseranteil der Capsula interna verläuft in dorso lateraler Richtung und verstreicht in der dorsalen Mitte der Hemisphäre.

An dieser Endstelle treten diese Fasern in Beziehung zu den von lateral herkommenden Fasern des Tractus archistriaticus dorsalis, dessen Schwergewicht sich nach dorsal verlagert hat.

Zwischen lateraler Peripherie, Archistriatum, ventraler Peripherie und Capsula interna occipitalis liegt grosskerniges caudales Neostriatum, das von einem feinen Fasernetz durchwoben ist und dessen Kerndichte von lateral nach median etwas zunimmt.

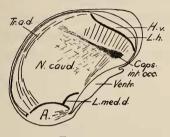


Fig. 42. Turmfalk, transversal.

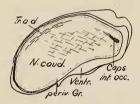


Fig. 43.
Turmfalk, transversal.

Der caudalste Schnitt ist in Fig. 43 dargestellt. Das Hyperstriatum und das intermediale Neostriatum sind in dorso-medianer Richtung verdrängt worden.

Ausser der relativ dicken Schicht periventrikulären Graus, die der ganzen Ventrikeloberfläche folgt, wird das ganze Gebiet des Querschnittes vom grosskernigen caudalen Neostriatum eingenommen.

Die Capsula interna verstreicht gegen dorso-median. Der Tractus archistriaticus dorsalis ist nur noch dorso-lateral deutlich. Im Überigen sind die markhaltigen Fasern nur sehr schwach ausgebildet, und liegen netzartig über dem ganzen Neostriatum, wobei aber doch eine bevorzugte Richtung von ventro-median gegen dorso-lateral zu erkennen ist. (Vgl. Fig. 80.)

f) Zusammenfassender Vergleich und Diskussion der Felderung.

Das Neostriatum weist beim Eulen- und Falkentyp entsprechende Grenzen auf und auch die Lagebeziehung zu den ihm angelagerten Kerngebieten ist eine homologe.

Die schon bei der Besprechung des Palaeostriatum und im makroskopischen Formvergleich erwähnte Stauchung des Vorderhirns bei den Eulen, wirkt sich auf das Neostriatum ebenfalls stark aus. Als Folge der Massenvermehrung des Sagittalwulstes, kommt das Neostriatum bei diesen nicht rostral des Palaeostriatum zu liegen wie bei den Tagraubvögeln, sondern ventral; ausserdem wird es im vordersten Bezirk vom Hyperstriatum unterlagert. Das Neostriatum intermediale nimmt ebenfalls Anteil an der Massenverschiebung. Es ist stark vergrössert und weit in das es rostral begrenzende Hyperstriatum ventrale vorgeschoben. Die Unterschiede in der Markfaserung des Neostriatum sind bei den beiden Typen gering. Ins Auge fallende qualitative Unterschiede sind nicht festzustellen, hingegen ist der Tractus thalamo-frontalis und im Besonderen die Capsula interna frontalis beim Waldkauz viel mächtiger ausgebildet. Diese Verstärkung der zentralen Fasermassen im Eulengehirn deuten auf einen Zusammenhang mit der Vergrösserung des Sagittalwulstes dieser Gruppe hin.

Einleitend haben wir auf die Schwierigkeit hingewiesen, die sich beim Versuch der Aufteilung des Neostriatum in Zonen einheitlichen Charakters ergeben.

Anordnung, Grösse und Dichte der Zellen, sind innerhalb des Neostriatum starken Variationen unterworfen. Die Übergänge von einem Gebietstypus zum anderen sind allmählich und Grenzen können nur künstlich gesetzt werden.

Wie wir im nächsten Kapitel sehen werden, drängt sich eine Unterteilung dieses ganzen Kernkomplexes nicht in gleicher Weise auf, wie beim Hyperstriatum und die Sonderung von Gebieten einheitlichen Charakters scheitert an der Unmöglichkeit ihrer Definition auf cytologischer Grundlage.

Neben der cytoarchitektonischen Variation, die eine vage Gliederung ermöglicht, ist auch die Faserung an der Strukturierung des Neostriatum stark beteiligt. Anordnung und Dichte der Zellen eines Gebietes wird nicht allein durch den Gebietscharakter bestimmt, sie ist ausserdem abhängig von der Beschaffenheit der Markfaserung im betreffenden Gebiet. So ist beispielsweise die lockere Lage der Zellen im mittleren Bereiche des Neostriatum (Neostriatum intermediale) das Resultat der Inanspruchnahme dieser Zone durch die mächtigen Bündel des Tractus thalamofrontalis, und die reihige Anordnung der Zellen im lateralen Neostriatum ist nur verständlich, wenn wir die langen, parallelgerichteten Fasern der lateralen Schrägfaserung zur Erklärung beiziehen.

Da eine funktionelle Gliederung des Neostriatum heute noch in keiner Form durchgeführt werden kann, hat eine Unterteilung dieses Gebietes vorderhand rein deskriptive Bedeutung. Da die Beschreibung aber eine Vergleichsmöglichkeit schaffen sollte, scheint es uns sinnvoller in erster Linie die topographische Beziehung der Gebiete zu den augenfälligen Gebilden der Hauptfaserkomponenten (Capsula interna frontalis und occipitalis) als Einteilungsprinzip zu wählen und erst in zweiter Linie die cytoarchitektonische Eigenart und deren Variationen zur Identifizierung und Charakteristierung auszuwerten.

Für das Waldkauz- und Turmfalkneostriatum erscheinen uns folgende Gebiete als abgrenzbar:

- Neostriatum frontale: Rostral der Capsula interna frontalis.
 Mittelgrosse Zellen in dichter Lage, dazwischen eingestreut
 kleinere Zellen. Dieses Gebiet geht lateral allmählich über
 in das Neostriatum laterale. (Vgl. Fig. 67/68, Nr. 12.)
- 2. Neostriatum laterale: Dieses Gebiet dehnt sich lateral der Capsula interna frontalis nach frontal und caudal aus, und enthält grosse, locker liegende Zellen. Ventro-caudal geht es über ins Neostriatum caudale.
- 3. Neostriatum caudale: Dieses Kerngebiet, das caudal des Ektostriatum und der von dieser nach dorso-lateral und dorso-caudal abgehenden Capsula interna occipitalis liegt, kann in einen posteroventralen Teil mit sehr grossen Zellen und in einen antero-dorsalen Bezirk gegliedert werden. Der letztere weist in seinem Bereiche eine Dichtezunahme und eine Grössenabnahme der Zellen in dorsaler und medianer Richtung auf. (Vgl. Fig. 67/68, Nr. 6.)
- 4. Neostriatum intermediale: Dieses Gebiet, das den übrigen Teil des Neostriatum ausmacht, liegt median der starken Faserung des Tractus thalamo-frontalis und besteht aus kleinen Zellen, die im lateralen Teil (markreich) locker, im medianen Teil, (markarm) dicht angeordnet sind. (Vgl. Fig. 67/68 Nr. 11.)

Die absolute Grösse der Zellen ist in allen Zonen beim Turmfalk etwas geringer als beim Waldkauz.

D. DAS ARCHISTRIATUM

Das Archistriatum ist, ähnlich wie das Ektostriatum, ein Gebiet, das bei allen untersuchten Vogelarten auffällt und gut abzugrenzen ist. Seine Beziehungen zum Tractus septo-mesencephalicus und zur Comissura anterior ist eine konstante; die beiden mächtigen Faserbündel treten von median her aus dem Zwischenhirn in sein Gebiet ein und die pinselförmige Aufsplitterung in Teilbündel und Einzelfasern, die sich über seine ganze Ausdehnung verteilen, ist bei allen histologisch untersuchten Vogelarten typisch. Mit den frontalen Gebieten tritt das Archistriatum durch den Tractus fronto-archistriaticus mit den dorsalen durch den Tractus archistriaticus dorsalis in Beziehung.

Kalischer betrachtet diesen Kern als Sinneszentrum, das speziell die Funktion des Grosshirnsehens ausübt, das aber auch der Hör- und Riechspähre zugeordnet ist. Er stellt fest, dass die zentripetalen Fasern mit dem Tractus occipito-mesencephalicus aus dem Thalamus ungekreuzt ins Archistriatum ziehen, während die in der Commissura anterior kreuzenden Fasern zentrifugalen Charakter haben.

Edinger beschrieb diesen Kern als Epistriatum und bezeichnete seine Lage als "immer lateral und caudal des Mesostriatums" (Palaeostriatum). Dieses Lageverhältnis trifft auch für den Fall der Tag- und Nachtraubvögel zu, hingegen beschreibt Huber/Crosby beim Sperling das Archistriatum als ventro-median des Palaeostriatum gelegen und Kocher (unveröffentlicht) stellt die gleiche Situation bei Amsel und Schwalbe fest.

Rose hat die Ausdehnung und Ausbildung des Archistriatum an einer Reihe von Vögeln untersucht und beschreibt es, als bei den Singvögeln am schwächsten, bei Papageien und Schwimmvögeln am stärksten ausgebildet.

Wenn wir die Ergebnisse Roses kurz zusammenfassen, dann ist das Archistriatum, abgesehen von Grösse und speziellem Umriss, ein Zentrum von ziemlich konstanter histologischer Struktur. Er unterscheidet allgemein eine laterale Partie mit kleineren, dichtgelagerten Zellen (dunkler erscheinend) von einer medianen Partie mit grösseren Zellen (heller erscheinend).

Etwas eingehender wird dieses Zellgebiet von Craigie und

Durward beschrieben. Sie unterscheiden eine Pars magnocellularis, deren Gebiet wiederum in zwei Zonen zerfällt, in eine dorsale mit sehr grossen und in eine ventrale mit etwas kleineren Zellen, und in eine Pars parvocellularis, median der ersten, die dem Nucleus taenia von Edinger, Schröder und Huber/Crosby homolog ist. Ausserdem unterscheidet Durward eine Pars ventralis archistriatici, die beinahe ebenso grosse aber weniger stark anfärbende Zellen aufweist wie die Pars magnocellularis. Eine zellfreie Zone trennt dieses Gebiet vom übrigen Archistriatum.

Wir stellen zusammenfassend fest, dass das Archistriatum sich in allen Fällen aus einer gross- und einer kleinzelligen Komponente zusammensetzt, und dass in gewissen Fällen innerhalb des grosszelligen Gebietes wiederum Variationen auftreten können.

Bei den Tag- und Nachtraubvögeln ist das Archistriatum im Prinzip ähnlich gebaut und auch seine Lage ist bei beiden Typen entsprechend. In seiner ganzen fronto-caudalen Ausdehnung liegt es latero-ventral des Palaeostriatum und macht einen beträchtlichen Teil der ventro-caudalen Oberfläche der Hemisphäre aus. Sein vorderes Ende reicht bis zum Niveau des caudalen Teils des Ektostriatum, sein caudales Ende ist an die Verschmelzungsstelle des medianen und lateralen Ventrikels fixiert.

In der dorsalen Mitte des Gebietes gabelt sich die Lamina medullaris dorsalis und begrenzt das Archistriatum mit dem lateralen Ausläufer gegen das laterale Neostriatum. Der mediane Ast zieht gegen die Fissura ventralis, wird aber im mittleren und caudalen Teil undeutlich, da hier die Commissura anterior und der Tractus septo-mesencephalicus einstrahlen. Von der Gabelungsstelle aus ziehen feine vertikal gelagerte Fasern bis zur Peripherie und trennen einen lateralen, grosskernigen von einem medianen, kleinkernigen Bezirk. Im frontalen Ausläufer ist nur der laterale Bezirk ausgebildet. Nach hinten zu erscheint mit der Einstrahlung der Fasern der Commissura anterior die mediane, von Craigie und Durward als Pars parvocellularis bezeichnete Zone. Das laterale Kerngebiet wird in caudaler Richtung rasch grösser und wir können in ihm eine dorsale Partie mit sehr grossen Zellen (Vgl. Fig. 67/68, Nr. 7) und eine ventrale Partie mit etwas kleineren Zellen unterscheiden. (Vgl. Fig. 67/68, Nr. 8.) Wir haben somit ganz ähnliche Verhältnisse vor uns, wie sie Huber und Crosby für den Kiwi vorgefunden haben.

Die Zellstruktur der Pars parvocellularis ist in ihrem caudaleren Teil ebenfalls nicht mehr einheitlich. Wir können eine dorsale Zone im Bereiche der einstrahlenden Faserbündel des Tractus occipito-mesencephalicus von einer ventralen, etwas dichter gepackten Partie unterscheiden. Diese aus kleinen Elementen bestehende Zone stellt unserer Ansicht nach den Nucleus taenia dar, der das Archistriatum medio-ventral bis zu seinem caudalen Ende begleitet.

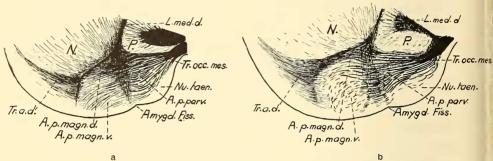


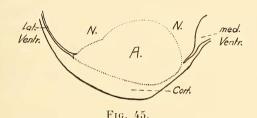
Fig. 44.
Verlauf der Markfasern im Archistriatum.

a) Waldkauz, b) Turmfalk.

Zwischen ventraler Pars parvocellularis und Pars magnocellularis ist beim Turmfalk und Waldkauz eine schwache Einbuchtung der Oberfläche zu erkennen. Diese unbedeutende, aber doch nicht zu übersehende Fissur ist der von Craigie als Amygdaloidfissur bezeichneten Furche homolog.

Fig. 44 a) und b) stellen die Kern- und Faserverhältnisse in der Mitte des Archistriatum dar. Die Unterschiede für Waldkauz und Turmfalk sind gering. Allgemein kann gesagt werden, dass beim Waldkauz das Archistriatum etwas deutlicher differenziert ist, dass es aber einen geringeren Anteil ausmacht am Vorderhirn, als beim Turmfalk. Das grosskernige, im Archistriatum dorso-lateral resp. dorso-caudal liegende Gebiet zeichnet sich durch ein dichtes Fasernetz aus. Von der es lateral begrenzenden Lamina geht der Hauptteil der Fasern des Tractus archistriaticus dorsalis ins laterale Neostriatum ab. Der ventrale Teil der Pars magnocellularis ist faserarm und nur die äussersten Spitzen der horizontalliegenden Bündel des Tractus occipito-mesencephalus streben in dieses Gebiet ein. Zwischen Pars magnocellularis und Pars parvocellularis zieht

ein breites Band feiner Fasern bis zur ventralen Oberfläche und endet in der Amydaloidfissur. Im Bereiche der Pars parvocellularis liegen die unmittelbar vor der Aufsplitterung stehenden Bündel des Tractus occipito-mesencephalicus; ausserdem streben von der Gabelungsstelle der Lamina medialis dorsalis her, dünne Fasern pinselförmig in diese Zone ein und kreuzen die von median einziehenden Faserbündel senkrecht.



Turmfalk: caudales Ende des Archistriatum.

In caudaler Richtung nehmen Nucleus taenia und Pars magnocellularis dorsalis an Ausdehnung zu, während die ventrale Partie der Pars magnocellularis an Masse abnimmt. Der caudalste Ausläufer stellt bei Waldkauz und Turmfalk einen runden Bezirk mittelgrosser Zellen dar, der in der Zwischenzone der beiden unmittelbar caudal davon verschmelzenden ventralen Ventrikelkanten liegt. Von der Oberfläche ist dieses Gebiet durch eine corticoide Schicht abgehoben. (Fig. 45.)

E. Das Ektostriatum

Die Lage und Ausdehnung dieses Kerngebietes geht aus der Darstellung des Neostriatum hervor, bei dessen Besprechung das Ektostriatum mehrfach erwähnt wird.

Kalischer schliesst aus seinen Exstirpationsversuchen, dass es sich bei diesem Kern um ein rein sensibles Ganglion handeln muss, da nach Ausschaltung des Hyperstriatum seine Zellen grösstenteils zu Grunde gehen. Aus den Arbeiten von Huber/Crosby, Durward, Rose, Kalischer u. a. geht hervor, dass das Ektostriatum eine wichtige Schaltstelle ist, die bei den verschiedenen Familien in Form und Differenzierung variiert, die aber bei allen Vögeln ausgeprägt vorhanden ist. Zur Grösse bemerkt Rose, dass

in den von ihm untersuchten Fällen Huhn und Taube das grösste, die Singvögel das kleinste Ektostriatum besitzen.

Wenn auch die spezifischen Umrisse von Familie zu Familie wechseln, so ist doch die Lagebeziehung zur Lamina medullaris dorsalis, der das Ektostriatum mindestens über eine gewisse Strecke kalottenförmig aufliegt, eine konstante. Ebenso konstant wie die Lage ist ein dichtes Markfasernetz, das in allen uns bekannten Fällen ein typisches Attribut dieses Kernes ist.

Bei der Betrachtung der Cytoarchitektonik treten die Differenzierungsunterschiede bei verschiedenen Gruppen deutlicher zu Tage.

Huber/Crosby beschreiben das Ektostriatum als Gebiet kleiner Zellen, zwischen die grössere Zellen eingeschaltet sind, deren Zahl von Vogelart zu Vogelart variieren kann.

Rose erwähnt die cytoarchitektonische Ähnlichkeit des Ektostriatum mit dem Nucleus basalis.

Allgemein kann gesagt werden, dass neben ausschliesslich kleinen Zellen (Durward, Kiwi) auch grosse Zellen in unterschiedlichem Masse vorkommen können. Im allgemeinen färben sich wie es scheint, die Zellen des Ektostriatum etwas blasser, als jene der umgebenden Gebiete.

Im Falle der Tag- und Nachtraubvögel haben wir im Ektostriatum ein sehr gut abgrenzbares Gebiet vor uns dessen Grenzen in den Markscheidenpräparaten besonders deutlich hervortreten.

In Transversalschnitten erkennen wir es als blauschwarzes Fasernetz, dessen Umrisse sich mit den Grenzen des entsprechenden Kernes decken. Es ist über den grössten Teil seiner Ausdehnung dem vertikalen Ast der Lamina medullaris dorsalis mit seiner Basis angefügt.

Beim Waldkauz dehnt sich das Ektostriatum etwas weniger weit nach frontal aus als beim Turmfalk; sein vorderes Ende finden wir auf Schnitten die durch den Nucleus tractus fronto-archistriaticus gehen. Beim Turmfalk reicht der vorderste Ausläufer bis zum frontalen Ende des Palaeostriatum (Vgl. Fig. 38, S. 600 u. Fig. 76), und ist im Gegensatz zum entsprechenden Teil bei den Eulen von der Lamina medullaris dorsalis abgehoben, liegt also frei im Neostriatum.

Beim Waldkauz verschwindet kurz hinter dem frontalen Ende des Ektostriatum der ventral davon liegende Nucleus tractus fronto-archistriaticus, während der entsprechende Kern beim Turmfalk noch über eine kleine Strecke nach caudal die ventrale Begrenzung dieses Gebietes bildet. Ähnlich verschoben ist bei Tag- und Nachtraubvögeln das Lageverhältnis des Ektostriatum zum Nucleus basalis, mit dem Unterschied, dass dieser Kern medioventral des ersteren gelagert ist.

In der Mitte des Kernes, auf der Höhe der grössten Ausdehnung des Palaeostriatum, liegt das Ektostriatum bei beiden Typen mit der verbreiterten Basis dem lateralen Teil der Lamina medullaris dorsalis an und weist mit seiner Spitze nach lateral in Richtung ventraler Konvexität der Lamina hyperstriatica.

Das Marknetz des Ektostriatum wird von zwei Faserkomponenten gebildet: von einer horizontalen und einer vertikalen. Letztere ist beim Turmfalk stärker ausgebildet als beim Waldkauz und bildet an der lateralen Spitze mit der horizontalen zusammen eine auch für die Taube (Edinger) typische Kreuzung. (Vgl. Fig. 78.)

Für den Waldkauz ist eine Verdichtung des Markes in der Grenzzone typisch. Man könnte entsprechend zum Begriff Lamina medullaris dorsalis diese Bildung als Lamina ektostriatica bezeichnen. (Vgl. Fig. 73.)

Mit dem Auftreten des Archistriatum wird das Ektostriatum nach dorsal an die dorso-laterale Kante des Palaeostriatum verschoben, nimmt rasch an Ausdehnung ab und verschwindet beim Turmfalk auf der Höhe der Commissura anterior, beim Waldkauz etwas weiter caudal über der grössten Ausdehnung des Archistriatum.

In die, in der Hemisphäre zentral liegende Fasermasse des Ektostriatum, sind Ganglienzellen eingelagert, die sich deutlich von den umgebenden neostriatalen Zellen unterscheiden. Im mittleren und frontalen Teil des Ektostriatum liegen beim Waldkauz sehr grosse, helle Zellen in gedrängter Anordnung. (Vgl. Fig. 67, Nr. 10.)

Im caudalen Bereich werden die Zellen kleiner und lagern sich der Lamina medullaris dorsalis an; ausserdem nimmt die Körnerzahl, die frontal und in der Mitte gering ist, zu.

Beim Turmfalk sind die Zellen gegenüber jenen des umgebenden Neostriatum nur wenig vergrössert. Die Dichte der Zellen hingegen ist bedeutend geringer und das Gebiet fällt im Nissl-Bild als helle Zone auf. (Vgl. Fig. 68, Nr. 10.)

F. HYPERSTRIATUM

a) Allgemeines.

Das Hyperstriatum, wie es von Huber und Crosby beschrieben wurde umfasst das gesamte Kerngebiet dorsal und rostral der Lamina hyperstriatica mit Ausnahme der peripheren corticoidalen Schicht.

Wie schon im Kapitel Neostriatum erwähnt wurde zeigt die ventrale Grenzzone, die Lamina hyperstriatica, in allen uns aus Beschreibungen und Abbildungen bekannten Vogelhirnen einen relativ konstanten und typischen Verlauf.

Die rostrale und dorsale Ausdehnung des Hyperstriatum ist im Gegensatz zu der ventralen Begrenzung starken Variationen unterworfen und diese Unterschiede sind nicht nur quantitativer sondern auch qualitativer Art.

Der Begriff Hyperstriatum ist in dieser Form von Huber und Crosby geschaffen worden. Unsere Untersuchung bringt einen Beitrag zur Frage, ob das von ihnen beschriebene Gebiet als Einheit betrachtet werden soll, oder ob eine andere Einteilung und Benennung sinnvoller wäre. Vorderhand halten wir uns im beschreibenden Teil an die Unterteilung dieser beiden Autoren wie sie sie für ihre Darstellung des Sperlinggehirns vorgeschlagen haben.

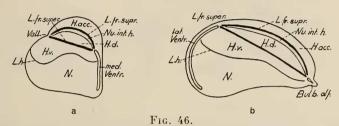
Wir geben im Folgenden eine kurze Zusammenstellung homologer hyperstriataler Gebiete wie sie sich aus Literaturvergleichen ergeben:

TABELLE 2.

HUBER-CROSBY	DURWARD	ROSE	KALISCHER	CRAIGIE	EDINGER
LAMINA FRONTALIS SUPERIOR					CAPSULA EXTERNA
HYPERSTRIATUM VENTROVENTRALE HYPERSTRIATUM VENTRODORSALE	HYPERSTRIATUM VENTRALE	D	HYPERSTRI ATUM		CODURY MEDIA
NUCLEUS INTERCALATUS HYPERSTRIATI	NUCLEUS INTERCALATUS HYPERSTRIATI	A.	UNTERWULST	NEOSTRIATUM SUPERIUS	CORTEX MEDIO DORSALIS
HYPERSTRIATUM DORSALE	HYPERSTRIATUM_ DORSALE	C ***			
HYPERSTRIATUM ACCESSORIUM	HYPERSTRIATUM ACCESSORIUM	В	WULST		

Die Einteilung die Huber und Crosby vorgeschlagen haben ist von Durward grösstenteils bestätigt worden (Kiwi) und auch Kocher findet die fraglichen Gebiete in vollständiger Ausbildung bei Mauersegler und Schwalbe (unveröffentlicht).

Wir müssen einführend auf eine Unklarheit hinweisen, die sich aus den Darstellungen von Huber und Crosby ergeben hat. In der Beschreibung wird der Nucleus intercalatus hyperstriati als Kerngebiet dargestellt, das zwischen Hyperstriatum dorsale und accessorium eingeschoben ist und das demzufolge die Zone der Lamina frontalis suprema einnehmen muss. Aus den Zeichnungen geht hervor, dass der Nucleus



Schematische Darstellung eines a) Transversal- und b) Sagittalschnittes durch das Vogelvorderhirn, zur Erläuterung der Anordnung der Gebiete des Hyperstriatum.

intercalatus hyperstriati in die Lamina frontalis superior eingeschaltet ist, sich also als schmale Kernzone zwischen Hyperstriatum dorsale und ventrale einschiebt. Vergleichen wir die Abbildungen Huber, Crosbys mit jenen von Rose, dann kommen wir zum Schluss, dass bei der Bezeichnung der Figuren eine Verwechslung stattgefunden hat: "Nucleus intercalatus hyperstriati" müsste durch "intercalated cells of Lamina frontalis superior" und intercalated cells of Lamina frontalis suprema" durch "Nucleus intercalatus hyperstriati" ersetzt werden.

Im Gegensatz zu den unklaren Grenzen, die sich bei der Betrachtung der Unterabschnitte des Neostriatum ergaben, weisen die Gebiete des Hyperstriatum im Allgemeinen scharfe Grenzen auf. Die Unterabschnitte liegen kappenförmig übereinander und die Gliederung ist eine zur dorso-ventralen senkrechte. Es ist besonders zu betonen, dass der in der Literatur immer wieder erwähnte zwiebelschalige Charakter des gesamten Vorderhirns der Vögel speziell auf das Hyperstriatum anzuwenden ist, während das Neostriatum keine derartig geschichteten Gebiete aufweist.

An den beiden folgenden Schemas soll die Anordnung der Zonen kurz erläutert werden.

Aus Figur 46 ist die schichtförmige Anordnung der Gebiete ersichtlich. Ihre laterale Ausdehnung nimmt von ventral nach dorsal ab. Das Hyperstriatum ventrale ist das am weitesten nach lateral und caudal ausgedehnte Gebiet; median steht es in Beziehung zur lateralen Wand des medianen Ventrikels. Die weiter dorsal folgenden Zonen bilden den Sagittalwulst.

Die Fixierung dieser dorsalen Gebiete an die Vallecula, an die dorsale Kante des medianen Ventrikels und an die rostrale Kante des lateralen Ventrikels tritt auffällig hervor.

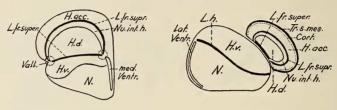


Fig. 47.

Fig. 47. — Nachtraubvogelvorderhirn schematisiert. Die Gebiete dorsal der Lamina frontalis superior bleiben auch bei extremer Massenzunahme des Sagittalwulstes an zwei Längszonen fixiert, gebildet durch Vallecula und dorsale Kante des medianen Ventrikels.

Fig. 48.

Fig. 48. — Waldkauz, sagittal.

Lamina frontalis superior, Hyperstriatum dorsale und Hyperstriatum accessorium sind auch bei extremer Vergrösserung der Masse des Wulstes an ihre Fixierungsstellen gebunden. Diese Tatsache bringt Fig. 47 zum Ausdruck, wo die Verhältnisse für die Eulen schematisiert dargestellt sind.

Auf die Beurteilung der morphologischen Bedeutung dieser Fixierungsstellen für die Betrachtung des Vorderhirns der Vögel, treten wir in der Schlussdiskussion ein.

b) Waldkauz, sagittal.

Da in unserer Transversalserie die histologischen Einzelheiten bedeutend besser hervortreten als in der Sagittalserie, möchten wir die eingehendere Beschreibung der hyperstriatalen Gebiete in den nächsten Abschnitt verlegen.

Wir geben hier nur eine Übersicht der Lage der Zonen des Hyperstriatum in der Sagittalebene, ohne auf die cytologischen und faseranatomischen Besonderheiten näher einzutreten. Der in Fig. 48 abgebildete laterale Schnitt führt uns die in der Einleitung erwähnte Trennung von Sagittalwulst und übrigem Striatum eindrücklich vor Augen. Im caudalen Teil sind Hyperstriatum ventrale und Neostriatum als Bezirke unterscheidbar; im frontalen Teil die intercalaren Zellen der Lamina frontalis superior, Hyperstriatum dorsale, Nucleus intercalatus hyperstriati, die über diesem Kern liegende Lamina frontalis suprema und das Hyperstriatum accessorium. Wir stellen fest, dass die Vallecula ausserordentlich tief in die Seite des Gehirns einschneidet, und dass diese äussere Marke eine innere Entsprechung in der Scheidung der 5 vorderen von den 2 caudaleren striatalen Gebieten hat.

Auf die von Huber und Crosby vorgeschlagene Unterteilung des Hyperstriatum ventrale in ein ventroventrale und ventrodorsale soll erst im nächsten Abschnitt eingegangen werden. Das Hyperstriatum ventrale nimmt den dorsalen Abschnitt des caudalen Teiles ein; seine ventrale Grenze, die Lamina hyperstriatica, beginnt vor der frontalen Kante des lateralen Ventrikels und zieht diagonal in fronto-ventraler Richtung durch das Gehirn.

Im Sagittalwulst liegen die Gebiete schalenartig übereinander. Die Basis bildet die helle Zone der Lamina frontalis superior mit eingeschalteten Zellen. Auf diese folgt in dorsaler Richtung das Hyperstriatum dorsale, der Nucleus intercalatus hyperstriati, die schwach angedeutete Lamina frontalis suprema und zuletzt das mächtige Hyperstriatum accessorium.

Der ganze Wulst ist überdeckt von einer Schicht markhaltiger Fasern die dem Tractus septo-mesencephalicus angehören. Unter dieser Markschicht dehnt sich eine dünne Corticoidschicht aus.

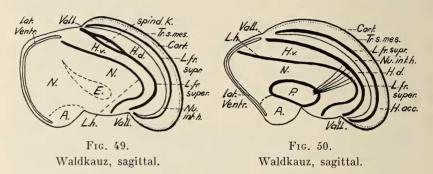
Die Reihenfolge der Anordnung der Gebiete und ihre ungefähren Grössenanteile am Hyperstriatum bleibt in der oben beschriebenen Weise bis beinahe zur Medianen erhalten.

In Fig. 49 sind frontaler und caudaler Abschnitt verschmolzen. Die Vallecula ist dorsal und ventral als Kerbe zu erkennen. Von der dorsalen Kerbe zieht sich die Lamina frontalis superior als schmale, im Zellbild hell hervortretende Zone in frontalkonvexem Bogen gegen die ventrale Valleculakerbe, die etwas weiter vorn liegt als die dorsale.

Im dorsalen Bereich der Lamina frontalis superior liegt ein in Transversalschnitten spindelförmiger Kern, der sich durch grössere Zellen und geringere Anzahl granulärer Elemente von den dorsal und ventral anschliessenden, in die Lamina frontalis superior eingeschalteten Zellen unterscheidet.

Dieses Kerngebiet ist in der Literatur nicht erwähnt. Wir werden in der Folge diese kleine, aber deutlich hervortretende Zellzone als "Spindelförmiger Kern" bezeichnen. (Vgl. Fig. 67, Nr. 4.)

Caudal und ventral der Lamina frontalis superior schliesst das Hyperstriatum ventrale an, das mit seinem caudalsten Ende bis etwas hinter die dorsale Kante des lateralen Ventrikels reicht.



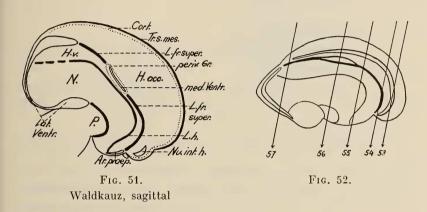
Seine Ausdehnung ist dorso-caudal am grössten; aber auch ventral weist es eine kleine Ausbuchtung ins Neostriatum auf. Diese beiden verbreiterten Teile sind nur duch eine schmale Zone ventralen Hyperstriatum verbunden.

Frontal schliesst an die Zone der Lamina frontalis superior die typische Schichtfolge an. Die Grenzen der Gebiete verlaufen als parallele Linien zur Oberfläche: von der dorsalen Valleculakerbe kurz in dorsaler Richtung, dann in flachen frontal-konvexem Bogen nach ventral. Im ventro-frontalen Bereich biegen die Kernschichten scharf nach caudal um und streben gegen die ventrale Valleculakerbe.

Die Einmündungsstelle der Lamina hyperstriatica in den lateralen Ventrikel markiert das caudalste Ende des Hyperstriatum ventrale. Sie verschiebt sich beim weiteren Vorgehen nach median in caudaler Richtung, sodass das Hyperstriatum in einem Schnitt, wie er in Fig. 50 dargestellt ist, den Occipitalpol des Gehirns beinahe erreicht.

Die dorsale Valleculakerbe verflacht immer mehr, verschiebt sich ebenfalls nach caudal und liegt schliesslich ganz in der Nähe der rostralen Kante des lateralen Ventrikels. Die hyperstriatalen Gebiete sind auf diesem Niveau, in dem das Archistriatum seine grösste Ausdehnung hat, ausserordentlich ausgedehnt und machen ungefähr die Hälfte der Schnittfläche aus.

In Fig. 51 ist ein Schnitt dargestellt, der unmittelbar lateral des Bulbus olfactorius verläuft. Dieser ist zur Orientierung punktiert an jener Stelle eingezeichnet, wo er weiter median zu liegen kommt. Diese Stelle fällt mit dem rostralen Ende der Area praepyriformis und dem medianen Ende der Vallecula zusammen.



Im Niveau von Fig. 51 befinden wir uns an der Übergangsstelle von lateralem zu medianem Ventrikel. Im Zentrum des Schnittes erkennen wir den angeschnittenen medianen Ventrikel mit umgebendem periventrikulärem Grau, der wenige μ median mit der dorsocaudalen Ventrikelhöhle zusammenfliessen wird.

Das Hyperstriatum ventrale liegt im caudalen Teil als schmale Zone zwischen Neostriatum und Ventrikel. Gegen das Zentrum des Schnittes, wo es rostral von der Lamina frontalis superior oder vom medianen Ventrikelspalt begrenzt wird, wird das Kerngebiet zur schmalen Lamelle.

Im ventralen Bereich, nach dem caudalen Umbiegen, verbreitert sich diese und endet über der Area praepyriformis. Die Zellen der Lamina frontalis superior erstrecken sich als schmale Schicht von der rostralen Spitze des lateralen Ventrikels entlang der rostralen Seite des medianen Ventrikels bis zum vorderen Ende der Area praepyriformis resp. der Basis des Bulbus olfactorius.

Rostral dieser Kernschicht folgt das Hyperstriatum accessorium, das in dieser Ebene und weiter median die ganze Masse des Sagittalwulstes ausmacht.

Frontal des Bulbus olfactorius liegt eine Zone, die wir bei der Besprechung der äusseren Gehirnstruktur als Gebiet zwischen den Ästen der frontalen Valleculagabelung erwähnt haben. Dieser kleine Bezirk bildet eine schwache Vorwölbung an der Ventralfläche des Gehirns und wir erkennen jetzt im Schnittbild, dass an dieser Stelle der Nucleus intercalatus hyperstriati eine ventromediane Vorwölbung bildet.

c) Waldkauz, transversal.

In Fig. 52 ist ein Sagittalschnitt durch ein Waldkauzgehirn schematisiert dargestellt.

Die in diesem Abschnitt folgenden Abbildungen entsprechen Schnitten, die durch mit der Figurennummer versehene Pfeile angedeutet werden.

Da das Hyperstriatum bei den Eulen den Vorderpol des Gehirns ausmacht, treffen wir in frontalsten Schnitten ausschliesslich auf dieses Gebiet. Das Hyperstriatum accessorium wird von einer schmalen corticoidalen Schicht umsäumt in deren oberflächlichem Teil eine starke Markschicht liegt. Es ist der über dem Wulst flächig ausgebreitete Tractus septo-mesencephalicus der in diesem vorderen Bereich besonders lateral und dorsal ausgeprägt ist und der aus dem stark markhaltigen Gebiet des Hyperstriatum accessorium Fasern empfängt. Weiter caudal sammeln sich seine Fasern dann zum geschlossenen septalen Bündel.

Das Hyperstriatum accessorium weist stark anfärbende Zellen von mittlerer Grösse auf und einen kleineren Zelltyp, der den grösseren Elementen teilweise angelagert ist. (Vgl. Fig. 67, Nr. 1.)

Fig. 53 zeigt einen Schnitt durch eine frontale Zone des Sagittalwulstes. Die Lamina frontalis suprema und der unmittelbar darunter liegende, im Falle der Eulen in bis jetzt noch nicht beschriebener Weise differenzierte Nucleus intercalatus hyperstriati sind in diesem Niveau angeschnitten. Der Kern zeichnet sich durch dichte aber feine Markfasern aus, die parallelgelagert, senkrecht in die Lamina frontalis suprema streben. Diese Zone stellt ein exakt abgrenzbares, aus kleinen, runden und reihig angeordneten Ganglienzellen bestehendes Kerngebiet dar. (Vgl.

Fig. 67, Nr. 2). Sie entspricht in Lage und Zelltypus der Zone die Rose als A beschrieben hat. Ihre spezifische Kern- und Faseranordnung wird erst caudal des in Fig. 53 dargestellten Schnittes deutlich, da diese Zone im hier beschriebenen frontalen Teil tangential angeschnitten ist.

Wenig caudal von Fig. 53 tritt latero-ventral die Vallecula als Kerbe in Erscheinung. Sie ist die wichtige laterale, im Abschnitt "Allgemeines" erwähnte Fixierungsstelle der dorsalen hyperstriatalen Gebiete und wir erkennen in Fig. 54, dass das Hyperstriatum



Fig. 53. Waldkauz, transversal.



Fig. 54. Waldkaus, transversal.

accessorium, der Nucleus intercalatus hyperstriati und das Hyperstriatum dorsale, das als neues Gebiet hinzutritt, in dieser Einbuchtung zusammenlaufen. Median sind die Verhältnisse etwas komplizierter, da der mediane Ventrikelspalt, als entsprechende Fixierungsstelle erst weiter caudal auftritt und das Gebiet zwischen Hyperstriatum accessorium und Ventrikel vom Nucleus olfactorius anterior eingenommen wird.

Das Hyperstriatum accessorium nimmt den Hauptanteil dieses Wulstes ein und umgibt die als beinahe geschlossener Kreis erscheinende Lamina frontalis suprema und den Nucleus intercalatus hyperstriati.

Das Hyperstriatum dorsale erscheint als konzentrischer Ring im innern des Nucleus intercalatus hyperstriati und im Zentrum des Schnittes erkennen wir im Markfaserbild die tangential angeschnittene Lamina frontalis superior und ihre locker liegenden Zellen. Das Hyperstriatum dorsale weist neben mittelgrossen Zellen dicht liegende kleinere Elemente auf, während in der Lamina frontalis superior die grösseren Zellen überwiegen. (Vgl. Fig. 67, Nr. 3.)

Die Grenze zwischen dem Kern der Lamina frontalis superior und dem Hyperstriatum dorsale ist nicht sehr scharf. Dieser Tatsache entspricht im Faserpräparat ein allmählicher Übergang der in der Hauptsache horizontalliegenden Lamina frontalis superior in das netzartige Mark des Hyperstriatum dorsale.

Der Tractus septo-mesencephalicus liegt der ganzen dorsalen Oberfläche des Wulstes als dicke Markschicht auf, wobei seine Mächtigkeit jetzt im dorso-mediansten Bezirk am grössten ist. Von dieser Zone grösster Dicke aus nimmt die Stärke dieser Faserschicht in lateraler und später in ventraler Richtung bis zu. Vallecula stetig ab.

Im medianen Bereich ist in ventraler Richtung ebenfalls eine Verminderung der Faserzahl festzustellen, ausserdem ein Abbiegen von der Peripherie und ein Aufsplittern im ventralsten Bereich des Hyperstriatum accessorium. Der Tractus septo-mesencephalicus steht in einer deutlichen Beziehung zum Hyperstriatum accessorium denn seine Masse steigt und fällt mit der Masse dieses Kerngebietes. Im Falle der Eulen, die ein sehr grosses Hyperstriatum accessorium aufweisen, dürfen wir einen entsprechend grossen Tractus septomesencephalicus erwarten und wir finden diese Annahme bestätigt, wenn wir den Durchmesser des im ventralen Septum vereinigten Zuges mit der Dicke dieses Zuges an entsprechender Stelle beim Turmfalk und andern Vögeln vergleichen. (Vgl. Fig. 72 mit Fig. 79.)

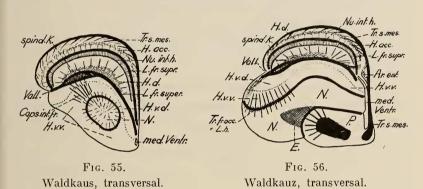
Weiter caudal erscheint der Bulbus olfactorius (ein Schnittbild dieser Zone ist in Fig. 69 dargestellt) und unmittelbar dahinter treffen wir auf den frontalsten Ausläufer des medianen Ventrikels. Fig. 55 zeigt uns einen Schnitt durch diesen im ventro-mediansten Teil der Hemisphäre auftauchenden Spalt. In dieser Ebene sind die hyperstriatalen Verhältnisse grundsätzlich ähnlich wie in frontaleren Niveaus, mit der Ausnahme, dass sich die medianen Kanten von Hyperstriatum accessorium, Lamina frontalis superior, Nucleus intercalatus hyperstriati, Hyperstriatum dorsale und Lamina frontalis suprema auf die dorsale Kante des medianen Ventrikelspaltes ausrichten.

Zwischen die Zellen der Lamina frontalis superior eingeschoben erscheint im dorsalen Bereich ihrer Konvexität ein grosszelliges, deutlich begrenzbares Kerngebiet, das die grössten Zellen aufweist, welche wir im Hyperstriatum feststellen können: der spindelförmige Kern. Noch deutlicher als im Nissl-Bild wird der spindelförmige Umriss dieses Gebietes im Markscheidenbild. Im Bereiche

dieser grossen Zellen ist die Faserung der Lamina frontalis superior etwas schwächer und die kleine Zone tritt gegenüber der starken umgebenden Faserung hell hervor. (Vgl. Fig. 67, Nr. 4 und Fig. 70.)

Die caudale Ausdehnung des spindelförmigen Kerns ist beträchtlich. Er ist auf Schnitten noch sichtbar, die durch das erste Drittel des Palaeostriatum gehen.

Eine Beschreibung dieses Kerngebietes ist uns aus der Literatur nicht bekannt. Diese Ansammlung grosser Ganglienzellen an der Basis des Wulstes scheint mit der starken Ausbildung dieses Gebietes bei den Eulen in einem causalen Zusammenhang zu stehen.



Die Lamina frontalis superior, die gegen das Hyperstriatum dorsale sich allmählich in ein Fasernetz auflöst, weist gegen ventral eine scharfe Grenze auf, die median noch deutlicher hervortritt als lateral. Ventral dieser Grenze, die im Zellbild als helle Zone auffällt, tritt neu das Hyperstriatum ventrodorsale auf. Lateral überdeckt es eine beträchtliche Fläche, geht dann nach median in eine mittlere, dünne Schicht über, die zum medianen, dem Ventrikel anliegenden und weit nach ventral ausgedehnten Teil überleitet. Zellanordnung und Verteilung ähnelt, besonders im lateralen Teil, stark jener der Zellen der Lamina frontalis superior.

Gegen das Zentrum zu folgt auf das Hyperstriatum ventrodorsale ein Kerngebiet, das im lateralen Bereich von den vordersten, starken Zügen der Capsula interna frontalis durchzogen wird: das Hyperstriatum ventroventrale. Seine ringförmige Gestalt lässt sich durch die ballonartige Aufblähung des Sagittalwulstes und den dadurch bedingten Ausschnitt im Transversalschnitt erklären. Durch die laterale Faserung werden die oft zu Haufen angeordneten Zellen in Reihen senkrecht zur Lamina hyperstriatica ausgerichtet.

Huber und Crosby erwähnen diese Erscheinung ebenfalls für das Hyperstriatum ventroventrale und auch Rose erwähnt diese auffallende Ausrichtung im lateralen Bereich seines Gebietes D. Die Lamina hyperstriatica grenzt das Hyperstriatum ventrale gegen das Neostriatum hin ab.

Im Zentrum des Schnittes liegt das Neostriatum. In caudaler Richtung verschiebt sich die dorsale Kante des medianen Ventrikels in dorsaler Richtung und die hyperstriatalen Gebiete werden von der ventralen Oberfläche durch das Neostriatum und von der medianen Partie durch das Palaeostriatum abgedrängt. Sie bilden nun die typischen in dorsaler Richtung aufeinanderfolgenden Kappen.

Der in Fig. 56 dargestellte Schnitt trifft das Ektostriatum in seiner grössten Ausdehnung. Median an das Hyperstriatum accessorium und an die mediane Wand des Ventrikels anschliessend erkennen wir die Area entorhinalis. Diese Zone ist durch einen Ast des sich hier noch einmal aufspaltenden Tractus septo-mesencephalicus und durch die Anwesenheit von Pyramidenzellen charakterisiert. (Vgl. Fig. 72.)

Die Oberfläche des Wulstes wird vom Tractus septo-mesencephalicus ein genommen. Wir müssen uns diesen Zug als weit ausgedehnte, flächige Markfaserung vorstellen, die den ganzen Sagittalwulst überdeckt und die in ihrer ganzen Ausdehnung vom unterlagerten Hyperstriatum accessorium Markfasern empfängt. Kalischer beschreibt diesen Zug als zentrifugal und lässt ihn aus dem Netzwerk des Wulstes hervorgehen. Dieses Netzwerk steht nach ihm in Verbindung mit den grossen Zellen seiner als Unterwulstregion bezeichneten Zone, in der die sensible, durch das Striatum aufsteigende Faserung mit der motorischen des Wulstes zusammentrifft. Seinen Darstellungen ist zu entnehmen, dass diese Unterwulstregion unseren Zellen der Lamina frontalis superior und dem Hyperstriatum dorsale homolog ist. Unter der Markschicht des Tractus septo-mesencephalicus dehnt sich von der Area entorhinalis bis gegen die Vallecula eine schmale Zone tangentialgerichteter Zellen aus, die wir als Corticoid bezeichnet haben. Im Markfaserbild entspricht diese Zone dem Übergangsgebiet der

gebündelten Faserung des Tractus septo-mesencephalicus in die netzartige des Hyperstriatum accessorium.

Das Hyperstriatum accessorium das sich zwischen Vallecula, Area entorhinalis, Lamina frontalis suprema und der Corticoidschicht ausdehnt, weist keine einheitliche Zellstruktur auf. Im Nissl-Bild zeigt sich eine Trennung in eine körnerreiche und in eine körnerarme Zone wobei die erstere, mächtigere der Corticoidschicht angelehnt ist und die letztere der Lamina frontalis suprema aufgelagert ist. Dem ventralen Bezirk entspricht ein Gebiet feiner Fasern in mehr oder weniger radiärer Anordnung, die sich dorsal auflösen um in die netzartige Anordnung des dorsalen Bezirke überzugehen.

Median über dem Angulus dorsalis des Ventrikels ist der Nucleus intercalatus hyperstriati auf kurze Strecke unterbrochen. Durch diese Lücke treten der Schnittebene parallelgelagerte Fasern von der Lamina frontalis superior aus direkt in den körnerarmen Bezirk des Hyperstriatum accessorium ein, der an dieser Stelle etwas weiter nach ventral reicht als der körnerreiche Abschnitt.

Konzentrisch nach innen folgt auf diesen ventralen Bereich des Hyperstriatum accessorium die Lamina frontalis suprema mit ihrer dunkel erscheinenden netzartigen Faserung. Median berührt diese Lamina den Angulus dorsalis des Ventrikels, vereinigt sich an dieser Stelle mit der Faserung der Lamina frontalis superior, welche von lateral auf die gleiche Stelle zustrebt, und geht zusammen mit letzterer in die Faserung des periventrikulären Grau über.

Der Nucleus intercalatus hyperstriati (Vgl. Fig. 67, Nr. 2) ist in diesem Niveau ausserordentlich mächtig. Lateral reicht er bis zur Vallecula, median endet er kurz vor der dorsalen Ventrikelkante. Das nun folgende Hyperstriatum dorsale (Vgl. Fig. 67, Nr. 3) stellt einen sichelförmigen Kern dar der auf der Lamina frontalis superior aufliegt und vom Nucleus intercalatus hyperstriati dorsal bedeckt wird. Seine Kerndichte nimmt entsprechend der Abnahme der Faserdichte gegen den Nucleus intercalatus hyperstriati hin ab.

Die den Sagittalwulst gegen ventral abschliessende Lamina frontalis superior ist in ihrer dorsalen Ausdehnung nicht exakt zu begrenzen. Mit Ausnahme des medianen Abschnittes splittern sich ihre Fasern übergangslos ins Netz des Hyperstriatum dorsale auf.

Die Lamina frontalis superior der Eulen fällt durch ihre gegenüber anderen Vögeln ausserordentliche Mächtigkeit auf. Im ventralen Bereich ihrer Ausdehnung liegen die Fasern horizontal, stellen also einen latero-medianen oder medio-lateralen Verbindungszug dar.

Im medianen Viertel ist nur dieser Bereich der Faserung vorhanden, während ihm vor allem in der Mitte, aber auch lateral, wo die starken Fasern der Schrägfaserung eintreffen, ein netzförmiger, in die überlagernden Gebiete einstrahlender Faserbereich aufgelagert ist.

Der von den übrigen Zellen der Lamina frontalis superior abgehobene spindelförmige Kern ist auch auf diesem Niveau noch sichtbar, ist aber etwas nach lateral verlagert.

Das laterale Ende der Lamina frontalis superior ist nicht genau definierbar: In der Nähe der Vallecula wird das Mark etwas schwächer und trifft etwas ventral und lateral dieser Kerbe auf die vom Neostriatum aufsteigende Schrägfaserung. Ähnlich unbestimmt ist hier die Grenze zwischen den Zellen der Lamina frontalis superior und dem Hyperstriatum ventrodorsale, welches in diesem Bereich eine ähnliche Grössenverteilung der Zellen aufweist wie der spindelförmige Kern.

Das Hyperstriatum ventrodorsale ist der Lamina frontalis superior ventral angelagert und nimmt lateral die Stelle der Übergangszone zwischen Lamina frontalis superior, der Schrägfaserung und den weiter caudal folgenden dorsalen Zügen des Tractus archistriaticus dorsalis ein. Von der Mitte der Hemisphäre bis zur Medianen sind die Zellen des Hyperstriatum ventrodorsale mit ihrer Längsachse horizontal gerichtet. Die Kernschicht erscheint lateral, wo sie in der latero-dorsalen Oberflächenzone beginnt, stark verdickt, nimmt aber rasch an Mächtigkeit ab und bildet im medianen Teil, wo sie schliesslich ins periventriculäre Grau übergeht nur noch eine schmale, nicht sehr ausgeprägt Platte. Seine ventrale Grenze verläuft der Lamina hyperstriatica, die das Hyperstriatum ventroventrale gegen das Neostriatum abgrenzt, parallel.

Das Hyperstriatum ventroventrale weist die ähnlichen lateromedianen Massenunterschiede auf wie das darüberliegende Hyperstriatum ventrodorsale. In der lateralen Hälfte liegen die mittelgrossen, oft zu Häufchen angeordneten Zellen in zur Lamina hyperstriatica senkrecht stehenden Reihen. (Vgl. Fig. 67, Nr. 5.) Die in Fig. 56 beschriebenen Proportionen behält das Hyperstriatum als Ganzes und in seinen Teilen über einen beträchtlichen Abschnitt seiner Ausdehnung bei.

Wie aus der Betrachtung der äusseren Gestalt hervorgeht, endet die oberflächlich als Kerbe sichtbare Vallecula etwas caudal der Hemisphärenmitte. Mit der Abnahme der Wulstausdehnung gehen auch die in ihm lokalisierten Kerngebiete an Masse zurück während das Hyperstriatum ventrale seine Lage auch caudal des Wulstendes noch beibehält. Fig. 73 gibt einen Eindruck der Faserverhältnisse kurz vor dem caudalen Ende des Sagittalwulstes. Die Lamina frontalis superior ist in dieser Zone als schmaler, dorsal und ventral scharf begrenzter Faserzug ausgebildet, der lateral, wo er nach ventral umbiegt, etwas verbreitert ist.

An dieser Stelle, in der Nähe der hier nur noch als flachen Grube ausgebildeten und nach dorsal verschobenen Vallecula, treffen von ventral aus dem Neostriatum die langen Züge des Tractus archistriaticus dorsalis ein; der innere Teil dieser breiten Faserung strebt in die Lamina frontalis superior während der periphere der Oberfläche entlang bis ins Hyperstriatum accessorium eindringt.

Der mediane und laterale Ventrikel nähern sich in caudaleren Schnitten mit ihren dorsalen Kanten und verschmelzen schliesslich dorsal in der Mitte der Hemisphären.

Fig. 57 zeigt die Verhältnisse kurz vor der Verschmelzungsstelle des lateralen und medianen Ventrikels.

Hyperstriatum dorsale, Nucleus intercalatus hyperstriati und Lamina frontalis suprema, sind in diesem Niveau nicht mehr zu sehen. Ihre caudale Endstelle liegt in einer frontaleren Ebene.

Die Lamina frontalis superior stellt nur noch eine Lamelle feiner Fasern dar, welche die beiden Ventrikelkanten verbindet. Das Hyperstriatum accessorium hat nur noch eine geringe Ausdehnung und endet unmittelbar hinter diesem Schnitt, während das Hyperstriatum ventrale noch beträchtliche Ausmasse aufweist.

Wenig caudal der beschriebenen Zone verschwindet auch die Lamina frontalis superior.

Das Hyperstriatum ventroventrale und ventrodorsale liegen noch auf kurzer Strecke dem periventrikulären Grau ventral an. Sie werden dann durch das immer mächtiger werdende laterale Neostriatum gegen die Mediane und gegen medio-ventral gedrängt und bilden schliesslich im freien Occipitalpol nur noch ein schmales Band im dorso-medianen Bereich der Hemisphäre. (Vgl. Fig. 74.)

d) Turmfalk, sagittal.

Die Sagittalschnitte sollen der räumlichen Orientierung dienen. Auf histologische Details werden wir bei der Betrachtung der Transversalschnitte eingehen.

Da der Sagittalwulst auf die mediane Hälfte der Hemisphäre beschränkt bleibt, treten die in seiner Wölbung lokalisierten Kerne

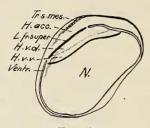


Fig. 57. Waldkauz, transversal.

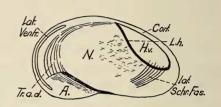


Fig. 58. Turmfalk, sagittal.

in den lateralsten Schnitten noch nicht auf. Die äusserste Kappe des Lateralpols bildet das Neostriatum. Das am weitesten nach lateral ausgedehnte Gebiet des Hyperstriatum, das Hyperstriatum ventrale tritt erst in Erscheinung, wenn im caudalen Teil das Archistriatum angeschnitten wird. Es liegt im fronto-dorsalen Bereich des Schnittes als kommaförmiger Kern, der mit der Spitze gegen die frontale Kante des lateralen Ventrikels gerichtet ist. Eine dicke Corticoidschicht trennt dieses Gebiet von der Peripherie; vom Neostriatum wird es durch eine zellfreie Zone gesondert. (Lamina hyperstriatica.)

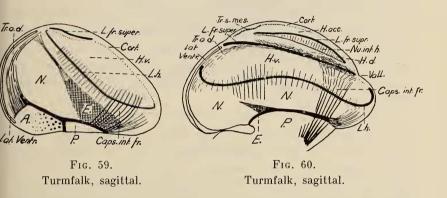
Die laterale Schrägfaserung dringt im fronto-ventralen Teil dieser Ganglienzellzone ein und bedingt die reihige Anordnung der Zellen in ihrem Eintrittsgebiet.

Über dem Archistriatum erkennen wir den Tractus archistriaticus dorsalis, der dem Ventrikel entlang nach dorsal zieht und seine Fasern über die frontale Kante des lateralen Ventrikels hinaus gegen die Spitze des Hyperstriatum ventrale sendet. (Fig. 58.)

Das Hyperstriatum ventrale dehnt sich median von Fig. 58 rasch nach caudal und frontal aus. Seine Fläche wird ausserdem

vergrössert, indem sich die ventrale Grenze des Gebietes, die Lamina hyperstriatica, gegen das Zentrum des Schnittes vorwölbt. Die caudale Spitze kommt im Verlaufe dieser Verschiebung in die Nähe der rostralen Ventrikelkante des lateralen Ventrikels zu liegen, während die frontale Wölbung den Frontalpol der Hemisphäre, von dem sie nur noch durch die Corticoidschicht getrennt ist, beinahe erreicht.

Fig. 59 gibt die eben beschriebenen Verhältnisse wieder. In diesem Niveau sind laterales Palaeostriatum augmentatum und



eine grosse Fläche Ektostriatum angeschnitten. Dorsal trifft der Schnitt die Valleculabucht und wir erkennen in der Nähe der Ventrikelkante die Lamina frontalis superior mit eingeschalteten Zellen.

Die Lamina hyperstriatica ist frontal und caudal als zellfreie, helle Linie zu erkennen. Im mittleren Teil, über dem starken Fasernetz des Ektostriatum, ist sie hingegen als schwache Faserlamelle (Tractus fronto-occipitalis) ausgebildet.

Median des in Fig. 59 beschriebenen Niveaus beginnt die Aufwölbung des Sagittalwulstes.

Fig. 60 zeigt die Lagerung der hyperstriatalen Gebiete, wie wir sie im lateralen Teil des Sagittalwulstes vorfinden. Das caudale Ende des Hyperstriatum ventrale ist weit in den occipitalen Teil verschoben. Die Lamina hyperstriatica beginnt dorsocaudal im periventrikulären Grau des lateralen Ventrikels und verläuft zuerst etwas nach ventral gegen das hier nur noch eine geringe Ausdehnung aufweisende Ektostriatum. Frontal dieses Kernes biegt

sie wieder nach dorsal zurück um im Bereich der mit starken Faserbündeln in die Lamina frontalis superior strebenden Capsula interna frontalis gegen ventro-frontal abzufallen. Von der Capsula interna frontalis bis über den caudalen Bezirk des Ektostriatum ist sie als schwache Faserzone ausgebildet.

Die Lamina frontalis superior zerfällt im caudalen Bereich in zwei Komponenten:

1. In die eigentliche Lamina frontalis superior, die an der rostralen Ventrikelkante des lateralen Ventrikels beginnt und gegen die als Einschnitt fronto-dorsal gut sichtbare Vallecula zieht.
2. In die als Querfaserung zu bezeichnende breite Schicht feiner Fasern, die ventral der ersten verläuft und mit Schrägfasern und Fasern des Tractus archistriaticus dorsalis in Beziehung tritt. Die beiden Komponenten sind im frontalen Wulst verschmolzen und trennen sich caudal erst kurz vor der rostralen Kante des lateralen Ventrikels.

Über der Capsula interna frontalis ist das Mark der Lamina frontalis superior ausserordentlich dicht und bildet ein in das Hyperstriatum dorsale aufsplitterndes Netz. Das Hyperstriatum dorsale dehnt sich vom Ventrikel bis zur Valleculakerbe aus und wird von den Zellen des Nucleus intercalatus hyperstriati überdacht. Dieser letztere Kern stellt eine schmale Schicht dar, die nur über dem frontalen Mark der Lamina frontalis superior etwas verdickt ist. Über dem Nucleus intercalatus hyperstriati dehnt sich das Hyperstriatum accessorium aus. Es bildet eine schmale Lamelle zwischen Corticoidschicht und der nur undeutlich erkennbaren Lamina frontalis suprema und ist nur im hinteren Drittel des Wulstes erheblich verdickt. Über dem ganzen Wulst liegt peripher die mächtige Corticoidschicht; sie geht caudal in die Rinde des Occipitalpoles über.

Gegen median nähert sich die Lamina hyperstriatica der Lamina medullaris dorsalis immer mehr. Frontal erscheint ventral der Valleculakerbe die Area praepyriformis, an der Stelle, wo weiter median der Bulbus olfactorius auftritt. (Vgl. homologe Stelle beim Waldkauz.)

In diesem Niveau (Fig. 61) wo der Wulst stark ausgeprägt ist, verläuft die Lamina frontalis superior als deutliche und scharf begrenzbare Faserzone von Vallecula bis zur rostralen Kante des lateralen Ventrikels. Das Hyperstriatum ventrale endet frontal in

homologer Weise wie beim Waldkauz: Die Area praepyriformis bildet seinen Abschluss gegen die Oberfläche.

Das Hyperstriatum dorsale ist beinahe verschwunden und liegt nur noch als schmale Schicht über den fronto-caudal ausgerichteten und sehr deutlich hervortretenden Zellen der Lamina frontalis superior.

Das Hyperstriatum accessorium nimmt die Hauptmasse des Wulstes ein. Erst in diesen medianeren Ebenen wird der Tractus

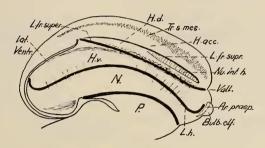


Fig. 61. Turmfalk, sagittal.

septo-mesencephalicus deutlich. Im vorderen, mächtigeren Bereich des Wulstes erkennen wir die radiär angeordneten und der Schnittrichtung parallelen Fasern dieses Zuges, wie sie in feiner Verteilung ins Gebiet des Hyperstriatum accessorium eindringen. Gegen den caudalen Teil des Wulstes konzentriert sich der Tractus septomesencephalicus zu zahlreichen quergeschnittenen kleinen Bündeln nahe der Peripherie, die sich auch noch über die Ventrikelkante hinaus in die Rinde fortsetzen.

e) Turmfalk, transversal.

Wie wir bei der Besprechung der Sagittalserie schon gesehen haben, sind die hyperstriatalen Zonen beim Turmfalk grundsätzlich entsprechend gelagert wie beim Waldhauz: sie sind aber im Allgemeinen nicht so ausgeprägt wie bei diesem.

Der Sagittalwulst, begrenzt durch medianen Ventrikel, Lamina frontalis superior und Vallecula, liegt gestreckt im dorsalen Teil der Hemisphäre und ist auf deren mediane Hälfte beschränkt. Wir erinnern daran, dass die Vallecula der Tagraubvögel, als laterale Begrenzung des Wulstes in der Klassifikation von Küenzi zu

Typus I gerechnet wird, während diejenige der Nachtraubvögel dem Typus III zugehört.

Im Unterschied zu den Nachtraubvögeln liegt der Tractus septomesencephalicus, der auch bei den Tagraubvögeln als flächige Markschicht ausgebildet ist, nicht peripher sondern er ist, wie bei allen andern uns bekannten Formen etwas unter die Oberfläche eingesenkt. Dies ist der Grund, weshalb die corticoidalen Zonen, die in dieser Markfläche und dorsal davon lokalisiert sind, beim Turmfalk relativ mächtiger sind als bei den Nachtraubvögeln.

Auch beim Turmfalk werden die vordersten Partien des Gehirns fast völlig vom Hyperstriatum eingenommen. Die einzelnen Zonen liegen aber nicht in konzentrischen Ringen, sondern nebeneinander, wobei das Neostriatum als lateralstes Gebiet lateroventral zu liegen kommt.

Ein Schnitt in der Gegend der Area praepyriformis, wie er in Fig. 62 dargestellt ist, zeigt grosse Ähnlichkeit mit dem von Huber und Crosby abgebildeten Frontalschnitt durch das Sperlinggehirn in der entsprechenden Ebene und noch besser vergleichbar ist unser erstes Schema mit dem Taubengehirnquerschnitt, wie ihn Rose photographisch wiedergibt. (Tafel 3, Fig. 9.)

Die Vallecula ist in dieser Frontalebene gut ausgeprägt und deutlicher als beim Sperling. Die Lamina frontalis superior steht schräg, fast vertikal und beginnt als schmale Lamelle in der Nähe der dorsalen Ventrikelkante des hier noch ganz ventral liegenden medianen Ventrikels. Im ventro-medianen Bereich zeigt die Lamina frontalis superior einen typischen Knick in lateraler Richtung. Gegen die Vallecula splittert sie stark auf, weist aber deutlich gegen diese Kerbe. Die Aufsplitterung nach median ins Gebiet des Hyperstriatum dorsale ist im latero-dorsalen Abschnitt der Lamina besonders deutlich.

Nucleus intercalatus hyperstriati und Lamina frontalis suprema sind gut sichtbar; sie beginnen als parallele Zonen an der Vallecula, ziehen nach median, biegen kurz darauf in die Vertikale um und enden am Angulus dorsalis des medianen Ventrikels. Im Hyperstriatum accessorium das sich zwischen der Lamina frontalis suprema und der breiten dorso-lateralen und dorsalen Oberflächenzone ausdehnt, erkennen wir die sich aufzweigenden Züge des Tractus septo-mesencephalicus. Das Hyperstriatum ventroventrale und ventrodorsale sind vorhanden, aber nicht klar von-

einander zu sondern. Die ventrale Grenze des Hyperstriatum, die Lamina hyperstriatica ist im Kapitel Neostriatum schon beschrieben worden. Lateral des medianen Ventrikels findet sich ein kleines Kerngebiet, das sich vom Hyperstriatum ventrale deutlich sondern lässt. Es zeichnet sich durch grosse, dicht liegende Zellen aus.

Mit dem Grösserwerden des Querschnittes in caudaler Richtung verschiebt sich die Vallecula nach lateral, die dorsale Kante des

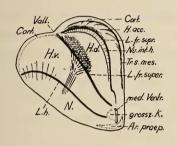


Fig. 62. Turmfalk, transversal.

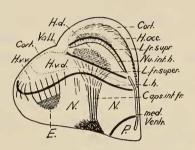


Fig. 63. Turmfalk, transversal.

medianen Ventrikels nach dorsal, sodass die Lamina frontalis superior, die in diesen beiden Zonen ihre Endstellen hat, allmählich annähernd horizontal zu liegen kommt. Über der Fissura ventralis tauchen die starken Faserbündel der Capsula interna frontalis auf und splittern gegen die immer kräftiger werdende Lamina frontalis superior auf.

In Fig. 63 erscheint in der Ventromedianen das Palaeostriatum augmentatum. Die Lamina hyperstriatica verläuft vom Ventrikel aus beinahe horizontal, fällt lateral etwas nach ventral ab und biegt dann nach dorsal gegen die Peripherie um. Die Lamina hyperstriatica erreicht diese nicht ganz, sondern bleibt von ihr durch die dorsolaterale Oberflächenschicht (Corticoid) getrennt. (Vgl. Fig. 76.)

Das Hyperstriatum ventroventrale ist im lateralen breiten Teil durch die reihige Anordnung der Zellen und durch die grosse Zahl von Körnern vom darüberliegenden Hyperstriatum ventrodorsale unterscheidbar.

Das Hyperstriatum ventrodorsale ist nicht scharf gegen das Hyperstriatum ventroventrale abzugrenzen. Wir stellen auf der ganzen Ausdehnung des Letzteren, in dorsaler Richtung gegen die Lamina frontalis superior eine Verminderung der Zahl der kleinen und ein Auftauchen grösserer Elemente fest. Das Hyperstriatum ventrodorsale, dessen Grenze gegen das Hyperstriatum ventroventrale in Fig. 63 punktiert angedeutet ist, geht dorsal in den schmalen Bezirk der Zellen der Lamina frontalis superior über, wiederum ohne scharfe Grenze. Die Zellen dieser Lamina sind von ähnlichem Typus wie jene des Hyperstriatum ventrodorsale mit dem Unterschied, dass sich die grösseren Elemente mit ihrer Längsachse zur Faserung parallel ausrichten. (Vgl. Fig. 68, Nr. 4.)

Lateral, im Bereich der Vallecula, wo Hyperstriatum accessorium, Nucleus intercalatus hyperstriati, Hyperstriatum dorsale und Hyperstriatum ventrale zusammentreffen, sind die Gebiete nicht klar gegeneinander zu trennen. Die in Fig. 63 punktiert umrissene Bucht ähnelt in Zellstruktur und Anordnung einerseits dem Hyperstriatum ventrodorsale andererseits der dorsolateralen Oberflächenschicht.

Die Lamina frontalis superior ist in diesem Niveau relativ mächtig, nach ventral scharf begrenzt, nach dorsal ins Hyperstriatum dorsale aufsplitternd. Diese Lamina bildet die Basis des Hyperstriatum dorsale, das als halbmondförmiger Kern mit der Wölbung nach dorsal, zwischen dieser Faserung und dem Nucleus intercalatus hyperstriati eingeschoben ist.

Im dorsalen und dorso-lateralen Bereich tritt der Nucleus intercalatus hyperstriati und die über diesem Kern liegende Lamina frontalis suprema deutlicher hervor als median. Die beiden Gebiete haben gleiche Lage und ähnliche Differenzierung wie beim Waldkauz:

Nucleus intercalatus hyperstriati: helle Zone, mit vermehrt parallelen radiärliegenden Fasern; grosse Zahl granulärer Elemente. (Vgl. Fig. 68, Nr. 2.)

Lamina frontalis suprema: Verdichtung des Markes dorsal der Zone des Nucleus intercalatus hyperstriati zur netzartigen Faserschicht der Lamina frontalis suprema.

Die Lamina frontalis suprema zieht von der Vallecula in stark dorsal-konvexem Bogen ventral gegen den Angulus dorsalis des Ventrikels.

Zwischen dieser Lamina und dem Tractus septo-mesencephalicus ist das Hyperstriatum accessorium eingeschoben.

Entsprechend wie beim Waldkauz folgt im Hyperstriatum auf die Lamina frontalis suprema eine körnerreiche Schicht, die allmählich gegen die Zone der sich aufsplitternden Fasern des Tractus septomesencephalicus in ein Gebiet mit weniger dicht liegenden granulären Elementen übergeht. Auf dieses folgen im Bereich des Tractus selbst und dorsal davon die stark tingierten Elemente der corticoidalen Zone.

Die Anordnung der hyperstriatalen Gebiete in den auf Fig. 63 in caudaler Richtung folgenden Schnitten bleibt im Grossen und Ganzen die Gleiche. Das Grösserwerden des Palaeostriatum, das Auftauchen des Ektostriatum und die dadurch bedingte Verschiebung des lateralen Neostriatum in dorsaler Richtung, drängt die lateralen Bezirke des Hyperstriatum nach dorsal. Dadurch wird die Lamina hyperstriatica flacher und verliert die für die latero-frontalen Bereiche typische S-Form.

Das Hyperstriatum accessorium nimmt an Ausdehnung ab während Nucleus intercalatus hyperstriati und Hyperstriatum dorsale eher an Masse gewinnen.

Fig. 64 gibt eine Übersicht dieser Veränderungen in der Gegend der grössten Ausdehnung des Ektostriatum. (Vgl. Fig. 78.)

Die Lamina frontalis superior hat sich in zwei Komponenten aufgeteilt: In eine dorsale, schmale, deren Fasern vom Angulus dorsalis in einer Geraden gegen die Valleculakerbe ziehen und in eine ventrale breite aus feinen Fasern bestehende, deren Züge in schwach dorsalkonvexem Bogen im Hyperstriatum ventrodorsale verlaufen um lateral ohne Unterbruch in die von ventral aufsteigende Schrägfaserung überzugehen. Ob dieser aufsteigenden Faserung schon Züge des Tractus archistriaticus dorsalis beigemischt sind, kann nicht entschieden werden, hingegen tritt die dorsalere Komponente, die eigentliche Lamina frontalis superior, weiter caudal in eine eindeutige Beziehung zu den von ventral her der Oberfläche entlang aufsteigenden Fasern des Tractus archistriaticus dorsalis.

Median liegen die Zellen des Hyperstriatum ventrale im Allgemeinen dichter als lateral. Es ist anzunehmen, dass Rose auf Grund dieser Verschiedenheit sein Feld D in D (lateral) und D 1 (median) unterteilt hat.

Hinter dem in Fig. 64 beschriebenen Niveau werden Sagittalwulst und Hyperstriatum ventrale rasch kleiner. Die Vallecula wird flacher, ist aber noch deutlich zu erkennen. Die Trennung in eine Querfaserung und in eine in der typischen Lage verbleibende Lamina frontalis superior wird noch deutlicher als in frontaleren Niveaus. In der Valleculabucht knicken die Fasern des Tractus septo-mesencephalicus etwas ein und ziehen unter der Oberfläche noch eine bedeutende Strecke über die Valleculakerbe hinaus nach ventral.

Der Angulus dorsalis verschiebt sich gegen das Innere der Hemisphäre und gleichzeitig erscheint im Septum, median dieser Ventrikelkante, die Area entorhinalis. In Fig. 65 ist ein Schnitt, der durch diese Zone geht, dargestellt. (Vgl. Fig. 79.)

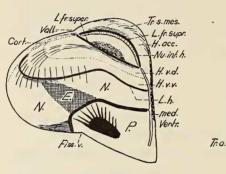


Fig. 64. Turmfalk, transversal.

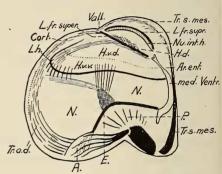


Fig. 65.
Turmfalk, transversal.

Die Zellen der Lamina frontalis superior sind jetzt vom darunterliegenden Hyperstriatum ventrodorsale, das im caudalen Bereich auf die Querfaserung beschränkt ist, klar abgehoben.

Caudal von Fig. 65 verschwinden die Gebiete des Sagittalwulstes in rascher Folge und nur das Hyperstriatum ventrale behält nach dem Verschmelzen des lateralen und medianen Ventrikels seine Lage noch bei. Es wird bald von dem weiter hinten den ganzen Occipitalpol einnehmenden Neostriatum verdrängt und sein letzter Ausläufer liegt nur noch als schmaler Streifen der medianen periventrikulären Zone an. (Vgl. Fig. 80.)

f) Zusammenfassender Vergleich.

Das ganze Gebiet dorsal und rostral der Lamina hyperstriatica, für das Huber und Crosby zusammenfassend die Bezeichnung

Hyperstriatum eingeführt haben, kann als Ganzes und in seinen Teilen bei den Tag- und Nachtraubvögeln nachgewiesen werden.

Die Homologisierung der Unterabschnitte stösst allerdings auf gewisse Schwierigkeiten, da bei den Eulen starke Proportionsverschiebungen der Massenanteile der einzelnen Zonen und damit auch Lageveränderungen dieser Gebiete eingetreten sind. (Vgl. Makroskopische Formanalyse.) Doch lässt sich auch bei Eulen die typische Gliederung erkennen, da die einzelnen Schichten des Sagittalwulstes in ihrer Myelo- und Cytoarchitektonik bei beiden Gruppen einander ähneln und da ihre mediane, caudale und laterale Grenze durch eine gemeinsame Linie angegeben werden kann, die durch den Angulus dorsalis des medianen Ventrikels, durch die rostrale Kante des lateralen Ventrikels und durch die Vallecula markiert wird.

Im Bereiche dieser Linie dehnt sich die Lamina frontalis superior (Unterwulstlamelle) aus und bildet die Basis des Sagittalwulstes.

Die homologe Lage der ventral der Unterwulstlamelle liegenden Gebiete (Hyperstriatum ventroventrale und ventrodorsale) wird durch die Lamina frontalis superior und durch die Lamina hyperstriatica bestimmt.

Diese beiden Grenzlinien verlaufen bei Tag- und Nachtraubvögeln entsprechend.

Folgende Punkte müssen im Vergleich der Unterschiede zwischen den hyperstriatalen Gebieten bei Tag- und Nachtraubvögeln aufgeführt werden:

- 1. Das Hyperstriatum ist als Ganzes bei den Eulen bedeutend weiter in lateraler und lateroventraler Richtung ausgedehnt, als bei den Tagraubvögeln.
- 2. Die Gebiete dorsal der Lamina frontalis superior (Sagittal-wulst), im Besonderen die Lamina frontalis suprema und der Nucleus intercalatus hyperstriati, sind bei den Eulen ausgedehnter und mächtiger und auch klarer differenziert als bei den Tagraubvögeln. Bei ersteren bildet der Nucleus intercalatus hyperstriati nahe der Medianen und dorsal des Bulbus olfactorius eine Vorwölbung. Sie liegt in jenem Gebiet, das in der makroskopischen Formanalyse als Zone zwischen den Ästen der rostralen Valleculagabel erwähnt wurde.

Diese äusserlich sichtbare Struktur ist bei allen Nachtraubvögeln nachweisbar, während bei Tagraubvögeln keine entsprechende Bildung festzustellen ist.

3. In den Gebieten ventral der Lamina frontalis superior (Hyperstriatum ventroventrale und ventrodorsale) lassen sich, im Gegensatz zu den Zonen des Sagittalwulst, keine namhaften qualitativen und quantitativen Unterschiede nachweisen.

Mit Ausnahme der durch die ventrocaudale Umbiegung des Frontalpoles bedingten Verschiebungen, die in Transversalschnitten durch den vorderen Bereich der Hemisphäre auffällig werden, weist das Hyperstriatum ventrale bei den Eulen keine grundsätzlichen Unterschiede der Ausdehnung und Differenzierung gegenüber jenem der Tagraubvögel auf.

4. Im Bereich der Lamina frontalis superior liegt bei den Eulen ein grosszelliges Kerngebiet, das bei den Tagraubvögeln nicht festgestellt werden konnte und das auch in der Literatur nicht erwähnt wird.

Für dieses Kerngebiet wurde die Bezeichnung "Spindelförmiger Kern" gewählt.

- 5. Die im caudaleren Teil der Hemisphäre auftretende Gabelung der Lamina frontalis superior in eine dorsale und in eine ventrale Faserkomponente ist nur bei den Tagraubvögeln vorhanden.
- 6. Bei den Eulen ist die Zelldichte der hyperstriatalen Gebiete grösser als bei den Tagraubvögeln. (Vgl. Fig. 67/68, Nr. 1-5.)

IV. DISKUSSION

Unsere Ergebnisse sind z. T. für die morphologische Beurteilung des Vorderhirns der Vögel von grundsätzlicher und allgemeiner Bedeutung und es soll deshalb in einem ersten Teil der Diskussion versucht werden diese Befunde herauszuschälen.

Schon zu Beginn unserer Untersuchungen stellte sich beim Vergleich der oberflächlichen Strukturen bei einer Reihe von Hemisphären und auch von in der Literatur zugänglichen Abbildungen die Vermutung ein, dass die Vallecula und die Fissura ventralis in ihrem Wert als Ausdruck innerer Gestaltung und in ihrer Eigenschaft als homologe Furche unterschätzt oder gar verkannt worden sind.

Edinger betrachtete die Vallecula als Grenzlinie zwischen Striatum und Rinde, während Rose diesen Sulcus als bei allen untersuchten Vögeln als in wechselnder Ausbildung vorkommend und als Grenze zwischen den Striatumfeldern B (Hyperstriatum accessorium) und D (Hyperstriatum ventrale) bezeichnete. Beim Haushuhn, als einziger Ausnahme findet Rose diesen Sulcus zwischen Hyperstriatum dorsale, resp. Feld C und dem Feld D. Diese Tatsache veranlasst ihn zu folgender Feststellung: "Wir sehen also, dass dieser Sulcus nicht immer die Grenze zwischen B und D, wie es z. B. bei der Taube der Fall ist, abgibt, und deshalb lässt sich auch bei den einzelnen Vogelgruppen die Homologie der genannten Furche nicht durchführen."

Damit hat Rose von der Ausnahme auf die Regel geschlossen. Wenn diese Furche auch nicht in iedem Fall die Grenze zwischen Feld B und D bildet, dann steht sie doch in einem deutlichen Zusammenhang zu Feld D und zu der dieses Gebiet dorsal begrenzenden Lamina frontalis superior. Diese Verhältnisse werden deutlich wenn neben der Cytoarchitektonik auch die Myeloarchitektonik zu Rate gezogen wird, denn dann ergibt sich auch für das Huhn, wie die Abbildung eines Frontalschnittes in der Arbeit Schifferli zeigt (Fig. 21) die gleiche Beziehung der Lamina frontalis superior zur Vallecula, wie bei den übrigen Vogeltypen. Auch bei Kiwi, Strauss, Emu, Casuar und Rhea, bei welchen, wie aus Craigies Abbildungen (1929) hervorgeht die Vallecula wie beim Huhn zwischen D und C liegt, endet die Lamina frontalis superior, resp. die in ihr eingeschaltete Zellzone, in der Valleculabucht. Dass diese Vallecula eine von hinsichtlich des Gehirns äusseren Strukturen unabhängige Furche darstellt, wird gerade in unserem Extremfall der Eulen deutlich, da diese Grenzlinie trotz enormen Massenverschiebungen die gleiche Beziehung zu den übrigen Teilen des Vorderhirns aufweist, wie bei den andern uns bekannten Formen.

Wir stellen fest, dass die Vallecula als äussere Marke am Vorderhirn, eine bei den von uns untersuchten Typen und voraussichtlich auch bei allen andern Vögeln homologe Bildung ist.

Sie bildet die laterale Grenze des Sagittalwulstes, der sich über der von der Lamina frontalis superior gebildeten Markfläche aufwölbt und dessen Gebiete auch bei extremer Massenzunahme an die laterale Fixierungsstelle (Vallecula) und an die mediane Fixierungsstelle (Angulus dorsalis des medianen Ventrikels) gebunden sind. Damit ist auch der Sagittalwulst als vogeltypische Bildung als bei allen Vögeln homolog anzusprechen.

Diese Vallecula, die Küenzi in mehreren Varianten beschrieben hat, scheint uns für die morphologische Bewertung der Vogelhemisphäre von grosser Bedeutung zu sein.

Sie grenzt den Sagittalwulst äusserlich ab, ein Gebiet, das als dorso-rostralste Kappe als letztangefügtes Stockwerk betrachtet werden muss und das auch durch seine Plastizität in Grösse und Differenzierung als jüngste phylogenetische Errungenschaft bestimmt wird.

Als solche ist der Wulst innerhalb der Hemisphäre eine Zone, die bei Rang- und Spezialisierungsfragen, für die auf gehirnanatomischer Grundlage eine Antwort gefunden werden sollte, im Zentrum der Betrachtung stehen muss.

Die Ergebnisse Källens, der die Homologie der Vorderhirnzentren der Vögel mit jenen der Reptilien und Säuger auf embryologischer Basis durchzuführen vermochte, lassen auch den ventralen Sulcus, die Fissura ventralis, als morphologisch hochwertige Furche erscheinen.

Sie stellt als äussere Marke des Palaeostriatum augmentatum die Grenze zwischen Striatum und Pallium dar. Im Schnittbild ist sie bei Tag- und Nachtraubvögeln eine deutliche Kerbe welche über eine beträchtliche Strecke vom Tractus fronto-archistriaticus begleitet wird. Ihre Knickung bei den Eulen konnte als Folge der Massenvermehrung des Sagittalwulstes erklärt werden.

Im Allgemeinen ist aber der Verlauf und die Ausprägung dieser Furche nicht so deutlich wie bei der Vallecula; auch ist diese Struktur in der Literatur nicht so oft beschrieben worden und es ist uns nicht ohne Weiteres möglich Vergleichungen anzustellen.

Wir möchten immerhin darauf hinweisen, dass in Frontalschnitten diese Furche bei Kuckuck, Wellensittich, Wiedehopf, Taube (nach Abbildungen von Rose) und bei Mauersegler und Schwalbe (nach Abbildungen von Kocher, unver.) zu erkennen ist.

Die mikroskopische Analyse bestätigt die schon durch die Betrachtung der äusseren Gestalt ersichtlichen Zusammenhänge.

Im Sagittalwulst sind Lamina frontalis superior mit zugehörigen Zellen, Hyperstriatum dorsale, Nucleus intercalatus hyperstriati, Lamina frontalis suprema und Hyperstriatum accessorium

bei Tag- und Nachtraubvögeln in typischer Reihenfolge vorhanden. Alle diese Gebiete sind bei den Eulen ausgedehnter und in der Differenzierung ausgeprägter. Ganz besonders auffällig in seiner Struktur ist der Nucleus intercalatus hyperstriati. Seine parallelliegenden Fasern und die Dichte der granulären Elemente, zwischen die keine grösseren Ganglienzellen eingestreut sind, sind bei den Tagraubvögeln und auch bei den andern uns bekannten Arten nur in viel schwächerer Ausbildung vorhanden. Ebenso bedeutend wie dieser Differenzierungsschritt ist die Massenzunahme dieses Gebietes.

Als Neubildung, die mit der Ausdehnung des Nucleus intercalatus zusammenhängt ist die Schwellung zwischen den Gabelungsästen der Vallecula anzusprechen. Schon Turner hat sie beim Uhu beschrieben und als "ventral tuber" bezeichnet. Nach diesem Autor ist diese Bildung bei den meisten Vögeln abwesend.

Dennler beschreibt den Wulst der Strigiden und Buboniden (welche Unterscheidung unserer Ansicht nach nicht durchgeführt werden sollte, da die Typen graduell ineinander übergehen) als vollkommen aus der Reihe der übrigen von ihm untersuchten Vögel herausfallend. Dennler hat die Homologie des Wulstes und damit auch die Homologie der Vallecula erkannt. Die Interpretation dieses Gebietes bei den Eulen ist ihm dagegen nicht geglückt; das bei den Nachtraubvögeln von ihm als Wulst bezeichnete Gebiet entspricht dem Hyperstriatum accessorium der übrigen Vögel, da er die Lamina frontalis suprema und nicht die Lamina frontalis superior als Unterwulstlamelle gedeutet hat.

Mit diesen Erwähnungen wollten wir die Bedeutung des Sagittalwulstes, als Gebiet eigener Wertigkeit noch einmal hervorheben. Die im Abschnitt Hyperstriatum erwähnte Frage der begrifflichen Fassung muss unserer Ansicht nach neu diskutiert werden.

Der Sagittalwulst ist eine vogeltypische Bildung pallialen Ursprungs, für die wir vorläufig kein Homologon in der Säugeroder Reptilienmorphe finden können. Deshalb scheint uns der Begriff Hyperstriatum, der ein Gebiet umschreibt, das über die von der Lamina frontalis superior gebildete Grenze hinausgeht, den morphologischen Tatsachen nicht gerecht zu werden.

Die erwähnte relative Konstanz der Bildungen im Gebiet des Hyperstriatum ventrale (auch bei formal stark verschiedenen Formen) und die relative Variabilität im Bereiche der hyperstriatalen Zonen des Sagittalwulstes, unterstützt den Wunsch nach einer begrifflichen Sonderung der ventral und dorsal der Lamina frontalis superior lokalisierten Gebiete.

Unsere Untersuchung hat gezeigt, dass der Bauplan der Eulenund Falkenhemisphäre grundsätzlich der Gleiche ist, und dass beide Typen eine entsprechende Gliederung in Zellgebiete und Faserkomponenten aufweisen.

Für die Beurteilung der gruppentypischen Merkmale sind nicht so sehr die in der Detailanalyse aufzufindenden Unterschiede ausschlaggebend, etwa das Fehlen oder Vorhandensein einer Kerngruppe oder eines Faserzuges, sondern in erster Linie die räumliche Anordnung der Hauptgebiete, ihre Ausprägung und Differenzierung und ihr massenmässiger Anteil an der Gesamtmasse der Hemisphäre.

Im Vergleich der Tag- und Nachtraubvögel möchten wir deshalb als primäres Faktum der Unterscheidung die Vergrösserung des Sagittalwulstes der Eulen hervorheben. Die Unterschiede dieses Gebietes gegenüber dem viel schwächer ausgebildeten Sagittalwulst der Tagraubvögel können wie folgt charakterisiert werden: Das Gesamtvolumen des Wulstes ist bei den Eulen um ein Vielfaches vergrössert. Die Zellen sind dichter gelagert. Der Nucleus intercalatus hyperstriati enthält nur granuläre Elemente, die von einer feinen, gleichmässig verteilten Radiärfaserung reihig angeordnet werden. Hyperstriatum accessorium und Hyperstriatum dorsale sind bedeutend mächtiger entwickelt als bei den Tagraubvögeln. Die Lamina frontalis superior ist eine mächtige, auffällige Markfaserzone, während sie bei den Falken eine unscheinbare Faserlamelle darstellt.

Der in dieser reicheren und auch volumenmässig vergrösserten Ausstattung zum Ausdruck kommende Evolutionsschritt dokumentiert sich in der typischen, breiten und vorgewölbten Sagittalwulstgestalt der Eulen.

Diese im Wulst zum Ausdruck gekommene Entwicklung hat sekundär Umgestaltungen der übrigen Gebiete zur Folge, die dem Eulengehirn eine zusätzliche spezifische Prägung verleihen.

Diese Verschiebungen sind etwa wie folgt zu umschreiben: Der Bulbus olfactorius, der beim ursprünglicheren, gestreckten Gehirn der Tagraubvögel eine rostrale Lage einnimmt, wird gegen das Zwischenhirn zurückgedrängt; ebenso die Fissura ventralis. Das Palaeostriatum wird nach caudal abgekrümmt und sein Anteil am Gesamtvolumen der Hemisphäre wird kleiner. Die Gebiete zwischen Lamina medullaris dorsalis und Lamina frontalis superior (Neostriatum, Hyperstriatum ventrale und Ektostriatum) werden von der rostro-caudalen Verschiebung ebenfalls erfasst und gekrümmt; aus dem dorso-lateralen Bereich werden sie verdrängt, dehnen sich aber kompensativ nach lateral aus (extreme Breite der Eulenhemisphäre).

Die Hauptfaserzüge, Tractus thalamo-frontalis und Tractus septomesencephalicus sind bei den Eulen enorm faserreich.

Das aus dieser Aufzählung gestalttypischer Unterschiede gewonnene Bild der morphologischen Eigenart der beiden Vorderhirntypen, wird ergänzt durch die in der Zusammenfassung aufgeführten Einzelheiten (S. 648, B 2—8).

Obwohl wir in unserer Beschreibung auf die corticalen Zonen nicht eingegangen sind, möchten wir doch ihre Lage im Plan der Hemisphäre abschliessend kurz diskutieren, da sie für den morphologischen Vergleich im Bereiche der Amnioten von grosser Bedeutung sind.

CRAIGIE hat diese Zonen bei den Vögeln untersucht und mikrophotographisch dokumentiert. In einer letzten Arbeit (1940), in der auch die Tag- und Nachtraubvögel Erwähnung finden, sind seine Resultate zusammengestellt. Seine Ergebnisse machen die Homologie der bei den Vögeln cortical ausgebildeten Zonen mit archi- und palaeopallialen Zonen bei Säugetieren und Reptilien sehr wahrscheinlich. Das Archipallium wird vom Hippocampus dargestellt. Das Gebiet liegt als Längszone im dorsalen Teil der medianen Hemisphärenwand und setzt sich caudal in die freie, den lateralen Ventrikel überdeckende, in den meisten Fällen stark atrophierte Wand, fort. Das Palaeopallium besteht aus zwei Bereichen: Der Area praepyriformis, unmittelbar an den Bulbus olfactorius anschliessend, und dem periamygdalaren Cortex, der in der Gegend des Archistriatum lokalisiert ist. Diese archi- und palaeopallialen Gebiete sind, wie Craigie zeigen konnte, bei cerebral hochstehenden Vögeln schwächer ausgebildet, als bei wenig cerebralisierten.

Die "dorso-lateral surface area" oder "corticoid layer", die sich zwischen Parahippocampus (Neocortex) und Archi-Neostriatum der Oberfläche entlang ausdehnt, wird im dorsalen Bereich von Craigie zum Hyperstriatum accessorium gerechnet, während Huber

und Crosby sie als eine nicht zu diesem Gebiet gehörige Struktur betrachten.

Alle übrigen, die Hauptmasse der Hemisphäre ausmachenden Gebiete sind bei Vögeln nicht rindenartig ausgebildet.

Wenn auch die Homologisierung der bei den Vögeln reduzierten Rindengebiete mit entsprechenden Zonen bei Reptilien und Säugern möglich war, so ist damit die Problematik der Vergleichbarkeit der übrigen, die Hauptmasse ausmachenden und striatal ausgebildeten Anteile nicht berührt.

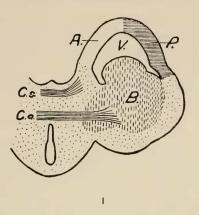
Die Deutung von Kappers, die das Archi-Neo- und Ektostriatum bei den Vögeln als enorm vergrösserte Bezirke des Basalganglions darstellt, während das Hyperstriatum als dem Pallium der Reptilien und Säuger entsprechend angesehen wird, hat sich in den letzten Jahrzehnten weitgehend eingebürgert. Im neuerschienenen Handbuch der Zoologie (Traité de Zool. 1950, Tome XV, PORTMANN) sind die Homologieverhältnisse im Sinne der Kappers'schen Deutung interpretiert. Wir dürfen aber diese Zuordnung nicht als eine endgültige betrachten.

Wir möchten abschliessend die Ausführungen Källens, die die Fragen der genetischen Homologie in ein neues Licht gerückt haben, noch einmal kurz vorführen, und uns anschliessend erlauben, eine Modifikation der bisherigen Anschauungen vorzuschlagen.

Aus der von Källén als dI und dII bezeichneten Formation entsteht beim Vogel das Hyperstriatum accessorium (+Archipallium), aus dIII (dorsaler Teil) das Hyperstriatum dorsale und ventrale und aus dIII (ventraler Teil) das Archi-Ekto- und Neostriatum (+Palaeopallium). dIII und dII entsprechen einem Gebiet, aus dem bei Säugetieren der Neocortex entsteht. dIII (ventraler Teil) entspricht dem Hypopallium der Reptilien, während dIII (dorsaler Teil) bei diesen nur schwach oder überhaupt nicht entwickelt ist.

Der nachfolgende Schemavergleich demonstriert diese Ergebnisse und soll die im Verlaufe unserer Untersuchungen zum Ausdruck gebrachte Auffassung der Sonderstellung des Gehirns der Vögel im System der Amnioten noch einmal deutlich machen. (Fig. 66.)

Neo- und Hyperstriatum der Vögel, als dem Neocortex der Säugetiere entsprechende Gebiete, sind wie bei diesen "höheren nervösen Funktionen" zugeordnet (Kalischer).



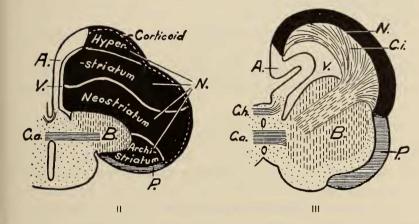


Fig. 66

Schematische Darstellung der Lage und Anteile von Archipallium, Neopallium, Palaeopallium und Basalganglien am Querschnitt der Amniotenhemisphäre.

I. Reptil; II. Vogel; III. Säuger (I u. III nach Portmann).

Abk.: A = Archipallium, B = Basalganglion, C.a. = Commissura anterior, C.h. = Commissura hippocampi, C.i. = Capsula interna, C.s. = Commissura superior, N = Neopallium, P = Paleopallium, V = Ventrikel.

Unter diesen "höheren Funktionen" sind jene Integrationsleistungen zu verstehen, die sich im Falle der Vögel und Säuger schliesslich als Eigenart des Verhaltens im Reichtum der Beziehung zu Umwelt und Artgenossen äussern.

Das anatomische Substrat, das solchen Leistungen zugeordnet ist, weist als Rinde bei den Säugetieren eine Schichtung der Lei-

stungseinheiten auf. Dieses Bauprinzip scheint bei den als Integrationsorte von den basaleren Zentren abzusondernden Gehirnteilen allgemein verwirklicht zu sein. So ist eine Schichtung, oder Sonderung in Zellagen, auch im Kleinhirn und Mittelhirndach der Vögel und Reptilien und teilweise auch in den entsprechenden Organen der Fische nachzuweisen.

Schichtstruktur der nervösen Einheiten scheint generell der Integration zugeordnet zu sein und wir finden auch im Integrationsort der Vögel ein Analogon zu diesem Bauprinzip in der zwiebelschalenartig geschichteten Anordnung der hyperstriatalen Zonen. Diese Zonen sind bei den Vögeln nicht lamellenartig ausgebildet, sondern enorm verdickt und bilden als Gesamtheit keine Rinde mit extensiver Formbildung, sondern ein wenig gefurchtes, massiges Organ.

Mit diesem Ausführungen möchten wir nicht etwa die einzelnen Rindenschichten des Neocortex mit den hyperstriatalen Zonen direkt vergleichen, sondern nur die grundsätzliche Übereinstimmung der Leistungsstruktur in dem sich genetisch entsprechenden Gebiet hervorheben.

Die Unterschiede in der Ausformung der neopallialen Gebiete bei Vögeln und Säugern können wie folgt charakterisiert werden: Die Entwicklungsweise der über den Basalganglien liegenden Gebiete ist bei Säugetieren extensiv und cortical, bei Vögeln intensiv und striatal.

Vallecula und Sagittalwulst sind sekundär extensive Bildungen; sie sind wie schon erwähnt vogeltypisch und mit ähnlichen Bildungen am Säugervorderhirn nicht zu homologisieren.

Die Sonderstellung des Vogelvorderhirns im Bereiche der Amnioten ist offensichtlich und seine eigenständige Weiterentwicklung und Differenzierung gegenüber dem Reptiliengehirn in den dem Neocortex der Säugetiere entsprechenden Teilen, ist ebenso stark ausgeprägt wie bei diesen.

Das Vogelvorderhirn darf auf Grund der Ausbildung seiner evolutiv neueren Gebiete dem Säugetiervorderhirn zur Seite gestellt werden und es erstaunt uns nicht, wenn seine dem Säugercortex entsprechenden Bereiche ebenfalls beträchtliche Formvariationen aufweisen, wie sie uns das Beispiel der Tag- und Nachtraubvögel vor Augen führt.

ZUSAMMENFASSUNG

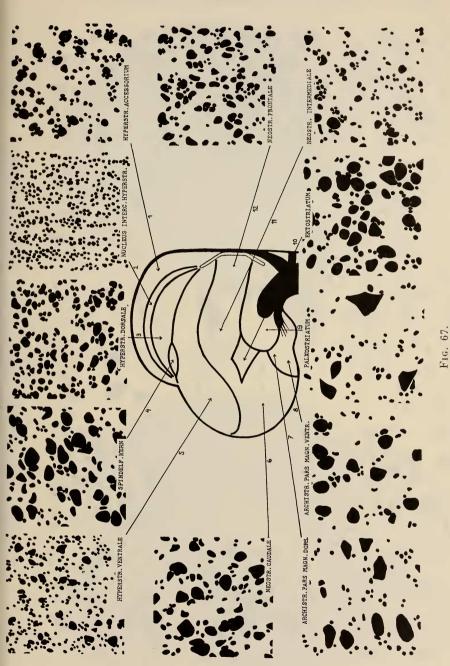
- A. Im makroskopischen Formvergleich wird die äussere Form und Gliederung des Vorderhirns bei einer Reihe von Tag- und Nachtraubvögeln verglichen.
- 1. Die Oberfläche des Vorderhirns der Tag- und Nachtraubvögel wird durch 2 Furchen, die dorsale Vallecula und die ventrale Fissura ventralis in gruppentypischer Weise gegliedert.
- 2. Der Verlauf dieser Furchen wird nicht von äusseren Faktoren bestimmt. Vallecula und Fissura ventralis sind Ausdruck einer inneren Gliederung, stellen also oberflächliche Marken einander bei beiden Gruppen entsprechender cytoarchitektonischer Zonen dar.

Die Fissura ventralis bildet die oberflächliche Grenzmarke zwischen Palaeostriatum augmentatum und Neostriatum, die Vallecula jene zwischen Hyperstriatum ventrale und dorsale.

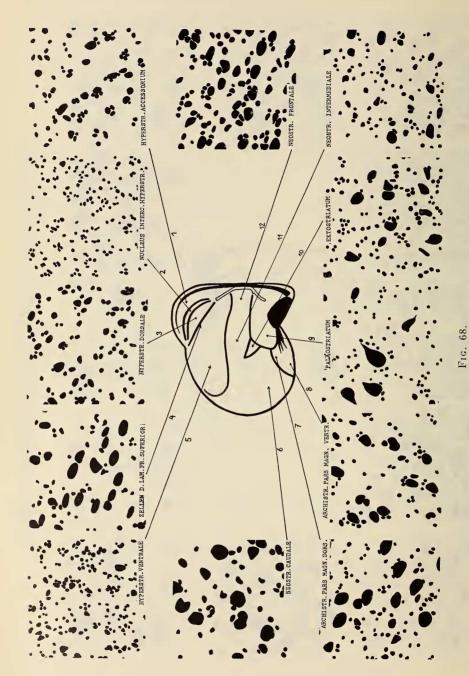
- 3. Der quere Verlauf der Vallecula und die Knickung der Fissura ventralis bei den Nachtraubvögeln kann als eine Folge der starken Ausdehung des Sagittalwulstes erklärt werden. Durch geeignete Dehnung des Sagittalwulstes kann das gestreckte Vorderhirn der Tagraubvögel im Plastilinmodellversuch in die typische gestauchte Vorderhirngestalt der Nachtraubvögel übergeführt werden.
- 4. Bei Nachtraubvögeln lässt sich mit steigendem Index (Zwergohreule 8,45, Waldkauz 17,0) eine Vergrösserung des Sagittalwulstes und eine damit verbundene extremere Stauchung der Gehirnbasis feststellen. Bei den Tagraubvögeln konnte eine entsprechende Erscheinung nicht aufgezeigt werden.
- B. Die histologische Formanalyse gibt eine eingehende Beschreibung der Lage und Differenzierung der Kerngebiete und Hauptfasersysteme.
- 1. Speziell stark ausgeprägt sind bei den Nachtraubvögeln die hyperstriatalen Gebiete des Sagittalwulstes (Hyperstriatum dorsale, Hyperstriatum accessorium und Nucleus intercalatus hyperstriati) und die mit ihm in Beziehung tretenden Fasersysteme (Tractus thalamo-frontalis, Lamina frontalis superior und Tractus septo-

mesencephalicus) die um ein mehrfaches mächtiger ausgebildet sind als bei den Tagraubvögeln.

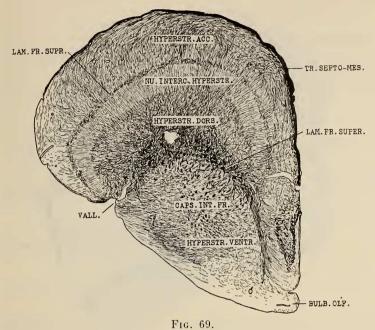
- 2. Der Nucleus intercalatus hyperstriati zeichnet sich bei den Nachtraubvögeln durch die ausserordentlich dichte Lage kleiner Zellen aus. Dorsal des Bulbus olfactorius bildet er eine Anschwellung, die sich äusserlich als "ventral tuber" (Turner) abbildet. Bei den Tagraubvögeln ist eine ähnliche Bildung nicht nachweisbar.
- 3. Der Tractus septo-mesencephalicus liegt bei den Eulen an der Oberfläche des Wulstes, während er bei den Falkenvögeln unter die Oberfläche eingesenkt ist.
- 4. Die Ganglienzellen sind in allen Kernzonen bei den Eulen etwas grösser und bedeutend dichter gelagert als bei den Falkenvögeln.
- 5. Der "spindelförmige Kern", der bei den Eulen in den lateralen Teil der Lamina frontalis superior eingeschaltet ist, kann bei den Tagraubvögeln nicht nachgewiesen werden. Diese ausgeprägte, aus grossen Zellen bestehende Kerngruppe ist bisher in der Literatur nicht beschrieben worden.
- 6. Der Kern der Lamina medullaris dorsalis ist bei den Tagraubvögeln als zusammenhängendes, aus kleinen Zellen bestehendes Gebiet ausgebildet, während es sich bei den Nachtraubvögeln aus zerstreut liegenden kleinen Kerngruppen zusammensetzt.
- 7. Die Zellen des Ektostriatum sind bei den Nachtraubvögeln von beträchtlicher Grösse, während sie bei den Tagraubvögeln gegenüber den umgebenden Zellen des Neostriatum nur wenig vergrössert erscheinen.
- 8. Die Gabelung der Lamina frontalis superior im laterocaudalen Abschnitt ist bei den Nachtraubvögeln nicht nachzuweisen.
- C. In der Diskussion wird, gestützt auf die embryologischen Untersuchungen Källens, auf die vergleichenden Untersuchungen von Craigie und auf Grund der eigenen Ergebnisse eine neue Deutung der Pallium/Striatum Entsprechung bei Vögeln, Reptilien und Säugern versucht.



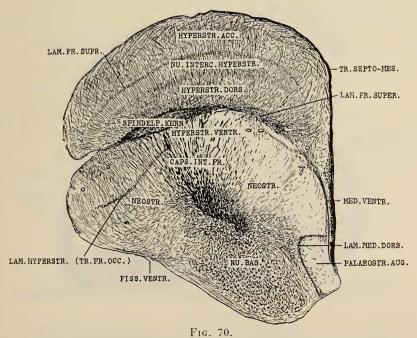
Waldkauz, Schematische Darstellung der Grösse, Dichte und Anordnung der Zellen in den verschiedenen Striatumbezirken des Vorderhirns. 200 $\times.$



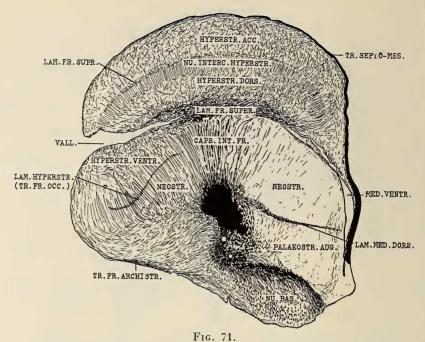
Turmfalk. Schematische Darstellung der Grösse, Dichte und Anordnung der Zellen in den verschiedenen Striatumbezirken des Vorderhirns. 200 \times .



Waldkauz. Transversalschnitt auf der Höhe des Bulbus olfactorius. Markscheidenpräparat. $5 \times$.



Waldkauz. Transversalschitt auf der Höhe des rostralen Endes des Palaeostriatum. Markscheidenpräparat. 5 \times .



Waldkauz. Transversalschnitt auf der Höhe des Nucleus basalis. Markscheidenpräparat. $5 \times$.

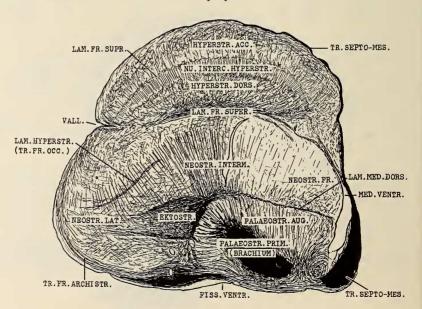


Fig. 72.

Waldkauz. Transversalschnitt auf der Höhe der grössten Ausdehnung des Ektostriatum (Hemisphärenmitte). Markscheidenpräparat. $5\times$.

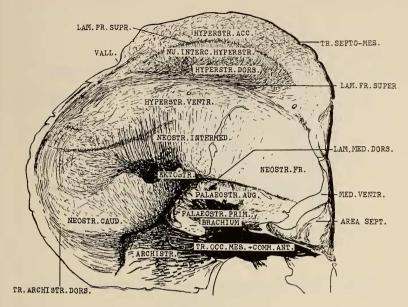


Fig. 73.

Waldkauz. Transversalschnitt auf der Höhe der grössten Ausdehnung des Archistriatum. Markscheidenpräparat. $5\times$.

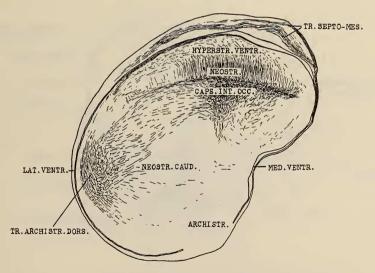


Fig. 74.

Waldkauz. Transversalschnitt durch den Occipitalpol auf der Höhe des caudalen Endes des Archistriatum. Markscheidenpräparat. 5 \times .

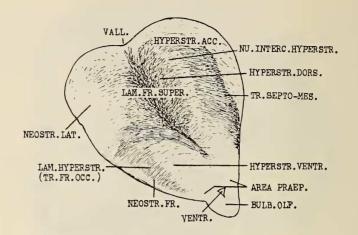
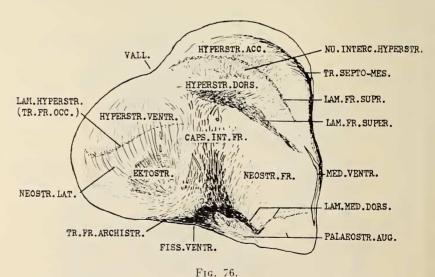


Fig. 75. Turmfalk. Transversalschnitt auf der Höhe des Bulbus olfactorius. Markscheidenpräparat. 7 \times .



Turmfalk. Transversalschnitt auf der Höhe des rostralen Endes des Palaeostriatum. Markscheidenpräparat. 7 ×.

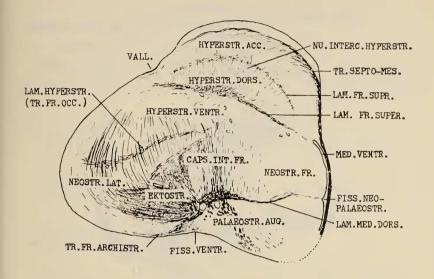
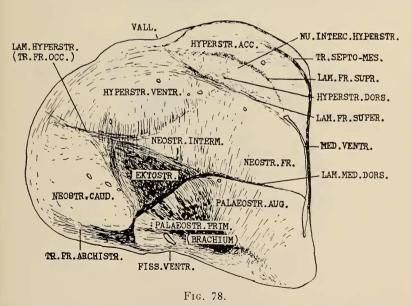


Fig. 77. Turmfalk. Transversalschnitt auf der Höhe des rostralen Ektostriatum. Markscheidenpräparat. 7 \times .



Turmfalk. Transversalschnitt auf der Höhe der grössten Ausdehnung des Ektostriatum (Hemisphärenmitte). Markscheidenpräparat. 7 \times .

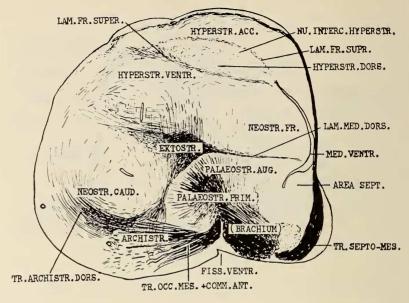
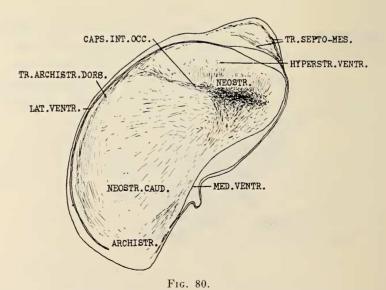


Fig. 79.

Turmfalk. Transversalschnitt auf der Höhe der grössten Ausdehnung des Archistriatum. Markscheidenpräparat. $7 \times$.



Turmfalk. Transversalschnitt durch den Occipitalpol auf der Höhe des caudalen Endes des Archistriatum. Markscheidenpräparat. $7\times$.

ABKÜRZUNGEN

Abkürzungen Fig. 1-65.

(Die Bezeichnungen in Fig. 66-80 sind weniger stark gekürzt. Bei Unklarheit können sie mit Hilfe dieser Liste leicht ergänzt werden.)

Archistriatum Amygd. Fiss. Amygdaloid Fissur

A. p. magn. d. Archistriatum pars magnocellularis dorsalis A. p. magn. v. Archistriatum pars magnocellularis ventralis

A. p. parv. Archistriatum pars parvocellularis

Ar. ent. Area entorhinalis Ar. praep. Area praepyriformis Ar. sept. Area septalis Brach. Brachium

Bulb. olf. Bulbus olfactorius C. ant. Commissura anterior Caps. int. fr. Capsula interna frontalis Caps. int. occ. Capsula interna occipitalis

Chias. Chiasma Cort. Corticoid

diagonale Markfaserung diag. M. Fas.

Ektostriatum

Fissura Neo-Palaeostriatica Fiss. N. P.

grossz. K. H. grosszelliger Kern Hyperstriatum

H. acc. Hyperstriatum accessorium H. d. Hyperstriatum dorsale H. v. Hyperstriatum ventrale H. v. d. Hyperstriatum ventrodorsale H. v. v. K. L. med. d. Hyperstriatum ventroventrale

Kern der Lamina medullaris dorsalis körnerarmes Hyperstriatum accessorium körnerreiches Hyperstriatum accessorium kö. a. H. acc. kö. r. H. acc. lat. P. aug. lat. Ventr. laterales Palaeostriatum augmentatum

lateraler Ventrikel laterale Schrägfaserung lat. Schr. Fas. Lamina ektostriatica L. e. Lamina frontalis superior L. fr. super. L. fr. supr. Lamina frontalis suprema

L. h. Lamina hyperstriatica L. med. d. Lamina medullaris dorsalis L. med. v. Lamina medullaris ventralis

med. P. aug. med. Ventre mediales Palaeostriatum augmentatum

medialer Ventrikel

Mi. H. Mittelhirn Mitr. Z. Mitralzellen N. Neostriatum N. caud. Neostriatum caudale

N. caud. p. a. Neostriatum caudale pars anterior Neostriatum caudale pars posterior

N. caud. p. p. N. fr. Neostriatum frontale N. intermed. Neostriatum intermediale N. lat. Neostriatum laterale Nu. bas. Nucleus basalis

Nu. int. h. Nucleus intercalatus hyperstriati Nu. olf. ant. Nucleus olfactorius anterior

Nu. taen Nucleus taenia

Nu. tr. fr. a. Nucleus tractus fronto-archistriaticus

P. Palaeostriatum

P. aug. Palaeostriatum augmentatum
P. prim. Palaeostriatum primitivum
periv. Gr. periventriculäres Grau
Pl. chor. Plexus chorioideus
Sag. W. Sagittalwulst

spind, K. spindelförmiger Kern
Tang, Fas. Tangentialfaserung
Tr. a. d. Tractus archistriaticus dorsalis

Tr. a. d.
Tractus archistriaticus dorsalis
Tr. fr. a.
Tr. fr. occ.
Tr. occ. mes.
Tr. occ. mes.
Tractus fronto-archistriaticus
Tractus fronto-occipitalis
Tractus occipito-mesencephalicus
Tractus septo-mesencephalicus

Vall. Vallecula Ventr. Ventrikel.

LITERATURVERZEICHNIS

Bergquist, H. and Källén, B. 1953. On the nuclear development of neuromeres to migration areas in the vertebrate cerebral tube. Acta Anatomica, 18: 65-73.

 1954. Notes on the early histogenesis and morphogenesis of the central nervous system in vertebrates. J. Comp. Neur.

100: 627-660.

Cate, ten, J. 1936. Physiologie des Zentralnervensystems der Vögel. Erg. Biol. 13: 93-173.

Craigie, E. Horne. 1928. Observations on the brain of the humming bird. J. Comp. Neur. 45: 377-481.

— 1930 a. Studies on the brain of the Kiwi (Apteryx australis). J. Comp. Neur. 49: 223-357.

— 1939 b. The cerebral cortex of Rhea americana. J. Comp. Neur. 70: 331-353.

— 1940 c. The cerebral cortex in Palaeognathine and Neognathine birds. J. Comp. Neur. 73: 179-234.

Dennler, G. 1921. Zur Morphologie des Vorderhirns der Vögel. Der Sagittalwulst. Folia Neuro-Biologica, 12: 343-362.

Durward, A. 1932. Observations on the cell masses in the cerebral hemisphere of the New Zealand Kixi (Apteryx australis). J. Anat. 66: London. 437-477.

— 1934 a. Some observations on the development of the corpus striatum of birds, with special reference to certain stages in the common sparrow (Passer domesticus). J. Anat. 68: Cambridge.

Edinger, L., Wallenberg, A. 1899. Untersuchungen über das Gehirn der Tauben. Anat. Anz. 15: 245-271.

- Edinger, L., Wallenberg, A., Holmes, G. 1903. *Untersuchen über das Vorderhirn der Vögel*. Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. 20: 343-426.
- Frey, E. 1941. Über eine Methode der Darstellung lückenloser Gefrierschnittserien. Schweiz. Arch. Neur. Psychiatrie, 47: 125-129.
- Fritz, W. 1949. Vergleichende Studien über den Anteil von Striatumteilen am Hemisphärenvolumen des Vogelhirns. Rev. suisse Zool. 56: 461-491.
- Huber, G. C. and Crosby, E. C. 1929. The nuclei and fiber paths of the avian diencephalon, with consideration of the telencephalic and certain mesencephalic centers and connections. J. Comp. Neur. 48: 1-225.
- Hunter, J. J. 1923. The forebrain of Apteryx australis. Proc. Acad. Sci. Amsterdam, 26: 807-824.
- Kalischer, O. 1905. Das Grosshirn der Papageien in anatomischer und physiologischer Beziehung. Abh. kön. Preuss. Akad. Wiss. Abh. IV: 1-105.
- Källén, B. 1951. On the nuclear differentiation during ontogenesis in the avian forebrain and some notes on the strio-amygdaloid complex. Acta Anatomica, 17: 72-84.
 - 1951 a. On the ontogeny of the reptilian forebrain. Nuclear structures and ventricular sulci. J. Comp. Neur. 95: 307-347.
 - 1951 b. Contributions to the ontogeny of the nuclei and the ventricular sulci in the vertebrate forebrain. Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Avd. 2, 47: No. 3, 1-48.
 - 1951 c. Embryological studies on the nuclei and their homologisation in the vertebrate forebrain. Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Avd. 2, 47: No. 5, 1-34.
- Kappers, C. U.A. 1921. Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen. 2, 2. Abschn., Haarlem.
 - 1923 a. The ontogenetic development of the corpus striatum in birds and a comparison with mammals and man. Proc. Acad. Sci. Amsterdam, 26: 135-158.
 - 1947 b. Anatomie comparée du système nerveux. Masson, Paris.
- Kocher, C. 1948. Das Wachstum des Gehirns beim Alpensegler. (Micropus m. melba L.) Rev. suisse Zool. 55: 57-116.
- Küenzi, W. 1918. Versuch einer systematischen Morphologie des Gehirns der Vögel. Rev. suisse Zool. 26: 17-111.
- Kuhlenbeck, H. 1927. Vorlesungen über das Zentralnervensystem der Wirbeltiere. G. Fischer, Jena.
 - 1938 a. The ontogenetic development and phylogenetic significance of the cortex telencephali in the chick. J. Comp. Neur. 69: 273-301.
- PORTMANN, A. 1935. Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem. Acta biotheor. 1: 59-90.

- PORTMANN, A. 1942 a. Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit. Rev. suisse Zool. 49: 169-185.
 - 1946/47 b. Etudes sur la cérébralisation chez les oiseaux. I, Alauda 14: 1-20, II/III, Alauda 15: 1-15 und 162-171.
- PORTMANN, A. und SUTTER, E. 1940. Über die postembryonale Entwicklung des Gehirns bei Vögeln. Rev. suisse Zool. 47: 195-202.
- Rose, M. 1914. Über die cytoarchitektonische Gliederung des Vorderhirns der Vögel. J. Psych. Neur. 21: 278-352.
- Schifferli, A. 1948. Über Markscheidenbildung im Gehirn von Huhn und Star. Rev. suisse Zool. 55: 117-212.
- SMITH, E. G. 1919. A preliminary note on the morphology of the corpus striatum and the origin of the neopallium. J. Anat. Phys. 53.
- Schröder, K. 1911. Der Faserverlauf im Vorderhirn des Huhnes, dargestellt auf Grund von entwicklungsgeschichtlichen (myelogenetischen) Untersuchungen, nebst Beobachtungen über die Entwicklungsrichtung der Markscheiden. J. Psych. Neur. 18: 115-173.
- Sutter, E. 1943. Über das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 75: Abh. 1, 1-110.
- Turner, C. H. 1891. Morphology of the avian brain. J. Comp. Neur. 1: 39-92 u. 265-286.
- Wirz, K. 1950. Zur quantitativen Bestimmung der Ranghöhe bei Säugetieren. Acta Anatomica, 9: 134-196.